



TARTU RIIKLIK ÜLIKOOL

H. KALLAK

EVOLUTSIOONI PÕHITEGURID

TARTU 1970

TARTU RIIKLIK ÜLIKOOL

Geneetika ja darvinismi kateeder

H. Kallak

EVOLUTSIOONI PÕHITEGURID

Teine, parandatud trükk

Tartu 1970

И.Каллаи
ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ
Издание второе, исправленное

На эстонском языке
Тартуский государственный университет
ЭССР, г.Тарту, ул. Линкооли, 18

Vastutav toimetaja V. Masing
Korrektor M. Ralsma

TRU rotaprint 1970. Paljundamisle antud 31.XII 1969.
Trükipoognaid 7,25. Tingtrükipoognaid 6,61. Arvestus-
poognaid 6,27. Trüklarv 500. Paber 30 x 42.1/4.
MB 08069. Tell. nr. 1016.

Hind 30 kop.

S a a t e k s .

Käesolev õppevahend on osa bioloogiaosakonna IV kursuse üliõpilastele loetavast darvinismi ja evolutsiooniõpetuse ajaloo kursusest. Töös käsitletakse evolutsiooni põhilisi tegureid, nagu pärilik muutlikkus, looduslik valik ja isolatsioon. Materjal esitatakse kaasaegse darvinismi seisukohtadelt, tuntumate nõukogude ja välismaa evolutsionistide tööde alusel. Käesolevast osast on välja jäetud kõik varasemad evolutsiooniõpetused (välja arvatud lühikesed tagasisivaated Darwini seisukohtadele), samuti kaasaegsed antidarvinistlikud vaated.

I. EVOLUTSIOONI MÕISTEST.

Sõnaga "evolutsioon"¹ on bioloogias tähistatud küllaltki erinevaid nähtusi. Esmakordselt tõi termini "evolutsioon" bioloogiasse 1762. aastal tuntud preformist Ch. Bonnet, tähistades sellega indiviidi arengut ontogeneesis. Preformistide vaate kohaselt seisneb indiviidi areng munarakus või seemnerakus algselt olemasoleva miniatuurse organismi järkjärgulises "lahtihargnemises" ja kasvamises. Esialgu mõisteti evolutsiooni all ainuüksi sellisel viisil toimuvat ontogeneesi. Hiljem laiendati evolutsiooni käsitlust ning hakati selle sõnaga nimetama igasugust ontogeneetilist arengut, sõltumata sellest, kas ontogeneesi aluseks on preformistlik mehhanism või mitte. Evolutsioon tähendas lihtsalt järkjärguliste muutuste rida, mille abil munast kujuneb täiskasvanud isend.

Alates aastast 1852 omandas sõna "evolutsioon" bioloogias täiesti uue tähenduse. Tuntud filosoof ja loodusteadlane H. Spencer kandis Bonnet' termini ontogeneesilt fülogeneesile, nimetades evolutsiooniks rasside järkjärgulist muutumist põlvkondade jooksul. H. Spencer oli neolamarkist ja mõistis evolutsiooni kui organismide järkjärgulist adekvaatset muutumist muutuvate keskkonnatingimuste otsesel mõjul. Spenceri evolutsioonikäsitlust iseloomustab väga hästi tema väljendus: "Kas on olemas omandatud tunnuste pärilikkus või pole olemas evolutsiooni."

Darwin hakkas terminit "evolutsioon" kasutama oma "Li-

¹ evolutio (ladina k.) - lahtikeeramine, lahtihargnemine, järkjärguline üleminek ühest olekust teise.

hõbe tekkimise" kuueendas väljaandes 1872. a. Varasemates väljaannetes kasutas Darwin rasside ja liikide järkjärgulise ajaloolise arengu tähistamiseks teisi väljendeid (näit. "descent with modification"). Hakates nimetama liikide muutumist evolutsiooniks, ei võtnud Darwin aga omaks evolutsiooni neolamarkistlikku käsitlust. Darwini arusaamine evolutsioonist erines sisuliselt Spenceri omast: liigid ei muutunud isendite otsese kohastumise teel, vaid loodusliku valiku toimel. Liigi üksikuid isendeid iseloomustavad pärilikud korvalekalded (nn. määratlemata muutlikkus), mis võivad olla neile isendeile antud tingimustes nii kasulikud, kahjulikud kui ka neutraalsed. Ellu jäävad ja järglasi annavad eeskätt need isendid, kellel individuaalse muutlikkuse tõttu on tekkinud mingisugused eelised teiste isendite ees. Teiste sõnadega: igas põlvkonnas toimub kohasemate isendite säilimine ja vähem kohasemate hukkumine - protsess, mida Darwin nimetas looduslikuks valikuks. Looduslik valik põhjustabki liikide pidevat muutumist üha täiuslikuma kohastumise suunas.

Kaasaegses bioloogias on sõna "evolutsioon" põhimõtteliselt säilitanud Spenceri ja Darwini poolt kasutusele võetud tähenduse. Evolutsiooni all mõeldakse kogu elusa looduse ajaloolist arengut, mille käigus tekivad, muutuvad ja surevad välja mitmesugused organismide looduslikud rühmitused (populatsioonid, liigid, terved biotsünoosid). Evolutsiooni tulemusena kohastuvad organismid üha täiuslikumalt oma elutingimustega, suureneb liigiline mitmekesisus ja tõuseb organiseerituse tase.

Toogem näiteks evolutsiooni määratlusi mõningatelt tuntumatelt kaasaegsetelt evolutsionistidelt.

J. Huxley (1960): "Evolutsioon selle sõna kõige üldisemas mõistes on pöördumatute muutuste looduslik protsess, mis tekitab uusi vorme, mitmekesisust ja organiseerituse tõusu."

A.E. Emerson (1960): "Orgaaniline evolutsioon - see on geneetilises konstitutsioonis toimuvate muutuste ja nende fenotüübiliste avalduste tulemus pika geoloogilise aja jooksul."

E.C. Olson (1960): "Orgaaniline evolutsioon - see on üksteisele järgnevate põlvkondade muutumise proteess läbi aegade."

T.A. Goudge (1961): "Kogu evolutsiooniprotsessi võib vaadata kui kõigi Maal eksisteerinud populatsioonide ajalugu."

Sõna "evolutsioon" kasutatakse ka arengu tähistamiseks eluta looduses ja inimühiskonnas. Täpsuse huvides on soovitatav vastava täiendiga ära näidata evolutsioneeruv süsteem (anorgaaniline evolutsioon, orgaaniline ehk bioloogiline evolutsioon, sotsiaalne evolutsioon).

Evolutsiooni kui arengut iseloomustab väikeste kvantitatiivsete muutuste järkjärguline kuhjumine ja üleminek kvalitatiivseteks muutusteks. Teatavasti tähistatakse filosoofilises kirjanduses sõnaga "evolutsioon" ka ainuüksi kvantitatiivseid muutusi ja räägitakse arengu evolutsioonilisest küljest, vastandades seda kvalitatiivsetest muutustest koosnevale revolutsioonilisele küljele. Bioloogias kasutatakse "evolutsiooni" selle sõna laiemas tähenduses - kui elusa looduse arengut, mis sisaldab endas nii kvantitatiivseid kui ka kvalitatiivseid muutusi. Nii võib üksikutel isenditel tekkinud väikesi pärilikke kõrvalekaldeid võrrelda kvantitatiivsete muutustega, millest loodusliku valiku toimel kujunevad tervetele populatsioonidele, liikidele ja teistele organismide looduslikele rühmitustele omased evolutsioonilised kohastumised, s. t. kvalitatiivsed muutused.

Evolutsioon ei ole ühekordne muutus, vaid paljudest muutustest koosnev protsess, pidevuse ja pidevusetuse ühtsus. Ükskõik millise populatsiooni põlvkonnad järgnevad pidevalt üksteisele. Kas või ühegi põlvkonna hukkumine teeb lõpu vastava populatsiooni eksisteerimisele ja seega - evolutsioonile. Üksiku genotüübi muutumine ei ole veel evolutsioon.

Evolutsioon kui areng on pöördumatu liikumine. Kord tekkinud ja väljakujunenud organismide rühmitused ei pöördu oma evolutsioonilises arengus tagasi nende lähtevormide

juurde, kellest nad põlvnevad. Väljasurnud liigid ei ilmu uuesti. Tõsi küll, tuntakse atavisminähtusi, s. t. kaugetele esivanematele omaste tunnuste ootamatut kordumist mõningatel kaasaegsetel isenditel. Antud juhul ei ole siiski tegemist pöörduva evolutsiooniga, vaid ainult esivanemaile lähedase geenide kombinatsiooni juhusliku kordumisega üksikuil isenditel. Atavismi võivad tingida nii ristumised kui ka mutatsioonid.

Igasugune areng toimub konkreetsetes süsteemides, millel on oma algus ja lõpp. "Igavese" kategooria iseloomustab vaid materiat tervikuna. Ükski konkreetne materiaalne süsteem ei ole igavene. Elusas looduses evolutsioneeruvad, s. t. tekivad, muutuvad ja surevad välja sellised süsteemid nagu populatsioonid, liigid ja kooslused. B. Wallace'i ja A. Srb'i (1961) andmeil ei moodusta olemasolevad loomaliigid kümnendikkugi väljasurnud liikide koguarvust. Välja surevad sellised organismide rühmitused, kes mingisugustel põhjustel ei osutu enam küllalt kohastunuteks oma keskkonnaga.

Orgaaniline evolutsioon Maal algas elu tekkimisega 3 - 4 miljardit aastat tagasi. Kaasaegsete vaadete järgi tekkisid esimesed algelised elusorganismid abiogeenselt, s. t. eluta aineksest. Esimestel organismidel pidi olema väga primitiivne ehitus ja elutegevus. Meie päevadeni ei ole nendest midagi säilinud. Kuid elu Maal ei katkenud. Esimesed primitiivsed organismid andsid alguse järgmistele, järjest täiuslikumatele ja keerulisematele organismidele. Praegu katab Maad enam kui neljast miljonist erinevast organismide liigist koosnev elus loodus, mis kõik on pidevalt toimunud evolutsiooni tulemus.

Orgaanilise evolutsiooni käiku kujutatakse sageli nn. "sugupuuna". Sugupuutaoline skeem demonstreerib küllalt järgmisi seaduspärasusi: 1) organismidel on ühtne päritolu (ühine "tüvi"), 2) evolutsiooni käigus suureneb liikide mitmekesisus (sugupuu hargub), 3) evolutsiooni tulemusena tõuseb üldiselt organiseerituse tase

(puu oksad suunduvad ülespoole). Evolutsioon on ühelt poolt suurendanud organismide mitmekesisust, teiselt poolt - tõstnud organiseerituse taset ja suurendanud sõltumatust muutuva keskkonna suhtes. Viimati iseloomustatud suunda nimetatakse evolutsiooniliseks progressiks. J. Huxley (1964) märgib, et evolutsioonil on olnud palju suundi ja teid, ühed lühemad, teised pikemad. Ühed teed on viinud ainult uute liikide ja perekondade tekkele ja siis peatuma jäänud või väljasuremisega lõppenud. Teised teed on olnud pikemad, kujutades miljoneid aastaid kestnud adaptiivseid radiatsioone¹ klasside piires. Osa suundi on minevikus viinud uute hõimkondade tekkele. Kõik need suunad on jäänud orgaanilise evolutsiooni tasemele. Ainult üks liin on sellelt tasemelt edasi läinud - inimese suunas. Inimese tekkimisega saavutas orgaaniline evolutsioon oma kõrgeima tipu ning pani aluse uuele evolutsioonivormile - sotsiaalsele evolutsioonile.

Orgaanilise evolutsiooni seletamiseks on loodud mitmesuguseid hüpoteese ja teooriaid (lamarkism, darvinism, mutatsioonism, preadaptatsioonism, ortogeneesiõpetus jt.). Esimese teaduslikult põhjendatud evolutsiooniõpetuse rajas Ch. Darwin oma teosega "Liikide tekkimine" aastal 1859. Mõtte, et kaasaegsed organismid põlvnevad lihtsamatest, tekkis ammu enne Darwinit. Elusa looduse evolutsiooni idee elemente võib leida juba antiikaja filosoofide töödes. Enne Darwinit tundsid loodusteadlased paljusid evolutsiooni tõestavaid fakte, loodi esimene terviklik evolutsiooniõpetuski (Lamarck, 1809), kuid evolutsioon kui üldine nähtus leidis tunnustamist alles pärast seda, kui Darwin näitas ära evolutsioonimehhanismi põhiteguri - loodusliku valiku.

Kaasajal jätkab klassikalise darvinismi põhiliste seisukohtade arendamist suund, mida nimetatakse sünteetiliseks

¹ Adaptiivne radiatsioon - mingi algselt vähespetsialiseerunud organismide rühma levik erinevatesse biotoopidesse ja spetsialiseeruv kohastumine vastavate tingimustega (näit. imetajate kohastumine eluks maapinnal, maa sees, puude otsas, õhus ja vees).

evolutsiooniteooriaks. Nimetatud suund kujunes välja käesoleva sajandi 30. aastatel mitme bioloogilise teadusharu (eeskätt klassikalise darvinismi, geneetika, paleontoloogia ja ökoloogia) vastavate elementide sünteesi teel. Oma põhilises osas kujutas see "süntees" darvinliku valiku põhimõtte ühendamist kaasaegse, s. t. mendelistliku geneetika põhiseisukohtadega. Sünteetilise evolutsiooniteooria esindajate seisukohad on võetud aluseks ka käesoleva töö kirjutamisel.

II. EVOLUTSIOONI TEGURID.

Tänapäeval ei ole vaja enam tõestada, et elusas looduses on toimunud ja toimub pidevalt evolutsioon. Ka ei kahtle enamik loodusteadlasi ja filosoofe selles, et evolutsioon on looduslik protsess, mida mõjutavad ja suunavad looduslikud tegurid. Kaasaegse evolutsiooniõpetuse põhiline probleem seisneb evolutsioonimehhanismide täpsemas väljaselgitamises, kõigi nende nähtuste ja tegurite kindlakstegemises, millest suuremal või vähemal määral sõltub evolutsiooni käik.

Evolutsioon on ulatuslik, keeruline ja mitmekesine nähtus. Et evolutsiooni kui tervikut paremini mõista, tuleb see kompleksne nähtus üksikteguriteks ja -külgedeks jaotada. Evolutsiooniprotsessi tundmaõppimist on kasulik alustada evolutsiooni tegurite analüüsist.

Evolutsiooni tegurite all mõeldakse kõiki neid nähtusi ja jõude, mis mingil viisil võtavad osa evolutsiooni suundade, vormide ja kiiruse määramisest. Teiste sõnadega - evolutsiooni tegurid kujutavad endast evolutsiooniprotsessi üksikuid komponente. Evolutsiooni tegurite iseloomustamisel nimetavad erinevad autorid erineva arvu tegureid. Alljärgnevalt toome mõningaid näiteid selle kohta.

G. Simpson (1948) nimetab evolutsiooni suundi ja kiirust mõjustavate teguritena muutlikkust, mutatsioonide sagedust, mutatsioonide iseloomu, põlvkondade vaheldumise kiirust, populatsioonide suurust ja looduslikku valikut. Muutlikkuse all mõistab Simpson muutuste tekkimise võimalust, s.t. organismide võimet muutuda. Muutlikkuse avalduseks on muutused. Genotüübiliste muutuste kõrval etendavad evolutsioonis teatud osa ka mittegenotüübilised muutused. Mutatsioonide sagedus võib mõjustada evolutsiooni kiirust, eeskätt väikestes populatsioonides. Määravaks teguriks evolutsioonis on valik.

G.L. Stebbins (1965) eristab evolutsioonis viit põhitegurit: geenmutatsioonid, muutused kromosoomide arvus ja struktuuris, geneetiline rekombinatsioon, suguline isolatsioon ja looduslik valik.

Mitmed autorid eristavad evolutsioonis nelja põhitegurit. N.V. Timofejev-Ressovski (1952) nimetab järgmisi tegureid: mutatsioonid, populatsioonilained, valik ja isolatsioon. Populatsioonilainete all mõistab autor suhteliselt lühiajalisi kõikumisi populatsiooni arvukuses ja territoriaalses levikus, millega kaasnevad juhuslikud muutused geenide sagedustes.

J.I. Schmalhauseni (Шмальгаузен 1968) järgi on evolutsiooniprotsessi aluseks järgmised tegurid: 1) mutabiilsus, mis viib populatsiooni geneetilise koostise muutumisele; 2) juhuslikud muutused populatsioonide suuruses, millega kaasnevad kõikumised mutatsioonide sagedustes; 3) panmiksia (sugulise ristumise) piiramine mitmesuguste isolatsioonivormide poolt; 4) looduslik valik. Mõnikord lisatakse neile veel vaba ökoloogilise niši asustamine. Nimetatud faktoritel ei ole evolutsioonis kaugeltki võrdne osa. Üheks paratamatuks eelduseks evolutsioonis on mutabiilsus. Kõikumised populatsioonide suuruses võivad kaasa aidata ühtede mutatsioonide kontsentratsiooni juhuslikule suurenemisele ja teiste väljalangemisele, kuid nad ei kujuta endast paratamatut tegurit evolutsioonis. Samuti ei ole isolatsioon kui liigisi-

sese diferentseerumise ja liigi tekke vajalik tegur paratamatuks tingimuseks kõikides evolutsioonilistes muutustes. Päriliku muutlikkuse kõrval kuulub ainult looduslik valik evolutsiooni paratamatute tegurite hulka. Lisaks eespool märgituile nimetab I.I. Schmalhausen veel üht tegurit, millest tavaliselt ei räägita, sest seda loetakse niivõrd isendastmõistetavaks teguriks evolutsioonis. See on autoreproduktsoonivõime - mutabiilsuse allikas ja loodusliku valiku alus.

Nelja teguriga iseloomustab evolutsioonimehhanismi ka C.H. Waddington (1960), nimetades seejuures järgmisi: geneetiline süsteem (kogu kromosoomilis-geneetiline pärilikkuse ülekandmise mehhanism); epigeneetiline süsteem (kõik kausaalsed protsessid, mis põhjustavad viljastatud sügooti arenemise paljunemisvõimeliseks täiskasvanud isendiks); looduslik valik; ekspluateeriv süsteem (protsessid, mille abil loomad valivad ja sageli modifitseerivad oma elupaika).

A.A. Paramonov (Парамонов 1945) piirdub ainult kolme teguri - pärilikkuse, muutlikkuse ja loodusliku valiku loetlemisega.

Erineva arvu evolutsioonitegurite nimetamine eri autorite töödes seletub osaliselt asjaoluga, et ühed autorid loetlevad üles kõik teadaolevad evolutsioonitegurid, teised piirduvad ainult põhiliste tegurite väljatoomisega. Põhilisteks teguriteks on kaasaegse darvinismi, s. o. sünteetilise evolutsiooniteooria järgi pärilikud muutused ja looduslik valik.

Mitmed autorid, nende seas L.L. Whyte, L.v. Bertalanffy ja A. Lima-De-Faria (Whyte, 1965), on viimastel aastatel püüdnud lisaks sünteetilise evolutsiooniteooria esindajate poolt põhilisteks tunnistatud evolutsiooniteguritele esile tõsta veel nn. "sisemisi tegureid", mõeldes viimaste all kõiki organismisiseseid tegureid, mis mõjustavad evolutsiooniliste muutuste suundi. Teiste sõnadega, lisaks adaptiivsele valikule indiviidide tasemel toimub sisemine valik kromosoomide ja geenide tasemel, mis piirab võimalikke pärilikke

muutusi ja sellega ka evolutsioonilisi muutusi. Sisemise valiku olemasolust räägivad Whyte'i arvates sellised nähtused nagu kahjulike mutatsioonide eliminatsioon ontogeneesi jooksul, mutageneesi mõjustatavus mitmesuguste tegurite poolt, mutaatorgeenid¹, mutatsiooni efekti sõltuvus epigeneetilisest süsteemist (developmental channels) jne. Sisemise valiku olemasolu ja tegurid on suhteliselt uus probleem evolutsioonialases kirjanduses ning selle täpsem hinnang nõuaks üksikasjalikumat analüüsi, kui võimaldab käesoleva töö maht. Mõnevõrra lähemat käsitlust leiab nimetatud küsimuste ringjärgmistes peatükkides seoses päriliku muutlikkuse ja loodusliku valikuga.

Evolutsiooni tegurite erineva arvu loetlemine tuleneb osaliselt ka sellest, et teguriteks jaotamise printsiibid ei ole eri autorite töödes ühesugused. Näiteks kolm esimest tegurit Stebbinsi ja Simpsoni jaotuses ühtivad ühe teguriga Paramonovi, Timofejev-Ressovski ja Waddingtoni süsteemides.

Mõnel juhul esineb ka erinevat arusaamist üksikute tegurite osast evolutsiooniprotsessis. I.I. Schmalhauseni arvates (Шмалгаузен 1940) tuleneb see asjaolust, et mõnevõrra erinevalt (ja seejuures ühekülgselt) mõistetakse evolutsiooni olemust. Kui evolutsiooni all mõista igasugust organismide ajaloolist ümberkujunemist, siis võiks peamise tähenduse omistada organismide muutlikkusele. Kui aga evolutsiooni all mõista uute progressiivsete eluvormide tekkimist, organismide paremat kohastumist ja keskkonna aktiivsemat kasutamist, tuleb evolutsiooni põhiliseks teguriks kahtlemata lugeda looduslikku valikut. Kui lõpuks evolutsiooni all mõista teatud organismide liigi diferentseerumise protsessi ja mitmekesisuse suurenemist, langeb oluline osa isolatsioonile.

Põhimõtteliselt võiks eespool nimetatud evolutsiooni-egurid jaotada kolme suurde rühma: 1) evolutsioonimaterjal

¹ Mutaatorgeenid - geenid, mis mõjustavad teiste geenide muteerumist, eeskätt muteerumise sagedust.

(mutatsioonid, rekombinatsioonid, muutused populatsioonide suuruses); 2) evolutsiooni suunav jõud (looduslik valik); 3) kõik ülejäänud tegurid, mis mingil viisil evolutsiooni suundi või kiirust mõjustavad (isolatsioon, põlvkondade vaheldumise kiirus, epigeneetiline süsteem, loomade käitumine, individuaalsed kohanemised jm.).

Evolutsiooni tegurid ei kujuta endast alati midagi välist ja iseseisvat evolutsiooni kui protsessi suhtes, vaid on sageli eelneva evolutsiooni tulemuseks. Eriti kehtib see kolmanda rühma tegurite kohta. Näiteks oleneb põlvkondade vaheldumise kiirus eelnenud evolutsiooni käigust. Soojemas kliimas evolutsioneerunud organismidel (eeskätt kõigusoojastel loomadel) vahelduvad põlvkonnad kiiremini kui jahedamas kliimas evolutsioneerunud organismidel. Ei ole kahtlust, et loomade käitumine ja epigeneetiline süsteem on vastavate liikide eelneva evolutsiooni tulemus. Mutatsioonide sagedus sõltub ilmselt antud liigi fülogeneesis loodusliku valiku poolt fikseeritud mutaatorgeenide olemasolust ja aktiivsusest. Isegi niisugune tegur nagu muteerumise suund ei ole absoluutselt juhuslik. Teatud suundades kogunevad mutatsioonid suurema sagedusega, nagu ütleb I.I. Schmalhausen. Eelistatud suuna määrab varasema evolutsiooni käigus väljajunenud geenide kombinatsioon, s. t. genotüüp. Ka isolatsioonimehhanismide kujundamise võime on eelneva evolutsiooni protsessi tagajärg.

III. PÄRILIK MUUTLIKKUS - EVOLUTSIOONI PÕHILINE MATERJAL.

Igas looduslikus populatsioonis leidub lähemal vaatlusel isendeid mingite omapäraste, antud populatsioonile ebatüüpiliste tunnustega, mis pealegi osutuvad pärilikeks. Sama liigi eri populatsioonide või sama populatsiooni suurema arvu isendite võrdlusest ilmneb, et suuremad või väiksemad pärilikud kõrvalekalded võivad esineda väga paljudes tunnustes. Nii võib kohata punasesilmalist kärbest mustasilmaliste liigis, kaheksajalgset kirpu kuuejalgsete kõrval, musta lammast valgete seas, täidisõielist taimeisendit lihtõieliste seas jne. Vastavate muutuste aluseks on muutused isendite genotüüpides.

Päriliku muutlikkuse, s. t. erinevate genotüüpide olemasolu populatsioonis on evolutsiooniliste muutuste esimeseks paratamatuks eelduseks. Genotüübilt erinevad isendid tekivad looduslikes populatsioonides kahel viisil: pärilikkuse materiaalseste kandjate muutumise ehk mutatsioonide tagajärjel ja pärilikkuse materiaalseste kandjate ümberjaotumise ehk rekombinatsioonide teel.

1. Mutatsioonid.

Mutatsioonid selle sõna laiemas mõttes tähendavad muutusi organismide pärilikkust kandvates struktuurides (geenides, kromosoomides), sõltumatult tekkeviisist ja ulatusest. Sellises tähenduses kasutatakse mutatsioonimõistet ka käesolevas töös.

Pärilikud muutused tekivad põhiliselt pärilikkuse edasiandmisel rakult rakule või põlvkonnalt põlvkonnale. Pärilik muutlikkus on reproduktiooni kaasprodukt, nagu märgib I. I. Schmalhausen (Шмальгаузен, 1968). Algselt oli paljunemise süsteem väga primitiivne ja ebatäiuslik, millega seoses esines rohkesti vigu pärilikkuse edasiandmisel. Muutlik-

kus kujunes välja kui ebatäiusliku reproduktsiooni väljendus evolutsiooni esimestel etappidel. Täpsemate pärilikkust edasiandvate mehhanismide arenemisel ahenes muutlikkus teatud piiridesse. Looduslik valik kindlustas päriliku muutlikkuse soodsa taseme.

Kaasaegse geneetika andmetel kannab pärilikku informatsiooni rakutuuma kromosoomides sisalduv kõrgpolümeerne aine - desoksüribonukleiinhape (DNA). Mõningates viirustes on pärilikkuse materiaalseks kandjaks ribonukleiinhape (RNA). Nukleiinhapete üksikute koostisosade - nukleotiidide järjestus kujutab endast juhendit vastavate valkude sünteesiks: nukleotiidide (täpsemalt lämmastikaluste) järjestuse alusel liidetakse ribosoomidel kokku vajalikud aminohapped. Iga aminohapet kodeerib oma nukleotiidide rühm - kodoon, mis põhiliselt koosneb kolmest nukleotiidist. Klassikaline geneetika võttis pärilikkusühiku tähistamiseks kasutusele mõiste "geen". Kaasaegse arusaamise järgi kujutavad geenid endast vastava suurusega lõike DNA ahelas.

Pärilikkuse edasiandmine tähendab emarakule või vanemorganismile omase nukleotiidide järjestusega DNA (või RNA) moodustumist tütararakus või järglasorganismis. Selle aluseks on lähteraku DNA paljunemine nn. replikatsiooni ehk kahendumise teel. Kui DNA replikatsioon toimub täpselt, antakse tütararakule edasi emaraku DNA koopia. Tütararakus või -organismis sünteesitakse lähterakule või vanemorganismile omased valgud ning järglased kujunevad vanemate sarnaseks.

Pärilikkuse kandjate kopeerimisel võivad esineda vead, mille tagajärjel järglased saavad vanemate omast erineva pärilikkusekandjate kogumi, s. t. erineva genotüübi. Tekivad pärilikud muutused ehk mutatsioonid. Watson-Crick-Freeze'i "vigade teooria", mis seostab mutatsioonimehhanismi geenide replikatsiooniga, on leidnud üldist tunnustamist kaasaegsete geneetikute poolt. Arvatakse, et suurem osa mutantseid genotüüpe tekib vigade tõttu pärilikkuse materiaalsete kandjate reproduktsioonil. Tõenäoliselt ei ole see aga ainus mõeldav mutatsioonide tekkimise viis. On andmeid, et mutatsioonid tekivad ka inertse DNA molekulides, sõltumatult viimase

reproduktsioonist (Алиханян 1965; Дубинин 1966). Nii teatakse, et faagidel võivad mutatsioonid tekkida rakuvälises puhkeolekus.

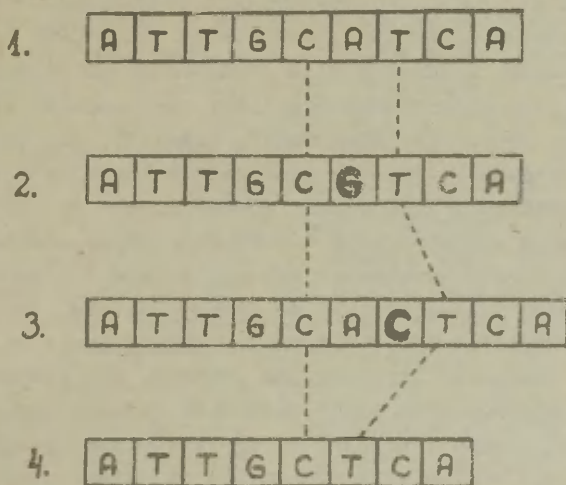
Mutatsioone kutsuvad esile mitmesugused mutageense efektiga ainevahetusproduktid, looduslik kiirgusfoon, temperatuur ning teised sise- ja väliskeskonna tingimused. Kuigi tuntakse loodusliku mutatsiooniprotsessi üldisi tegureid ja tõenäolist mehhanismi, ei suudeta veel ünegi konkreetse mutatsiooni puhul ära näidata selle tekkimisest osavõtvate sise- ja välistingimuste kogu kompleks.

Mutatsioonid võivad tekkida kogu elutsükli jooksul nii sugurakkudes (generatiivsed mutatsioonid) kui ka keharakkudes (somaatilised mutatsioonid). Somaatilised mutatsioonid (näit. hall salk inimese juustes, klorofüllita laigud taimelehtedel) avalduvad ainult sellel isendil, kellel nad tekkivad. Sugurakkudes tekkinud mutatsioonid avalduvad alles järglastel. Iga somaatiline mutatsioon ei tarvitse tingimata avalduda. Selleks peab mutatsioon tekkima vastavas keharakus. Näiteks ei avaldu silmavärvuse mutatsioon, kui ta tekib maksarakus.

Mutatsioone, mille aluseks on muutused DNA koostises, nimetatakse geenmutatsioonideks. Geenmutatsioon võib seisneda mõne DNA lämmastikaluse asendumises teise, mittekomplementaarse alusega, uue aluse lisandumises või mõne aluse kadumises (joon. 1). Geenmutatsiooni tagajärjel võib katkeda vastava valgusüntees, võib muetuda üksik etapp valgusünteesis, terve valgusünteesi kulg või koguni mingi morfoloogiline tunnus (koe või organi suurus, struktuur, värvus jne.).

Mutatsioon võib piirduda muutusega ainult ühes nukleotiidis, kuid võib hõivata ka pikemat lõiku DNA ahelas. Mutatsioon mingis ühes nukleotiidis võib väliselt avalduda ühe aminohappe muutumisena. Viimasega kaasnevad vastava valgusfermentatiivsete, antigeensete, struktuursete või teiste omaduste muutused. Näiteks asendub teatava geenmutatsiooni puhul inimese hemoglobiini molekulis glutamiinhape valiiniga. Normaalse A-hemoglobiini asemel tekib S-hemoglobiin, millel

puudub esimesele iseloomulik negatiivne laeng. Seetõttu S-hemoglobiini molekulid ei tõuku ja moodustavad kergesti kristallikujulisi struktuure. Erütrotsüüdid kaotavad normaalse ümmarguse kuju ja muutuvad sirbitaoliseks. Tekib sirprakulise kehveresuse nimetuse all tuntud haigus (hapniku defitsiidi, trombide ja teiste sümptomidega). Homosügootses olekus on mutatsioonil letaalne iseloom.



Joon. 1. Geenmutatsioonid.

1 - normaalne DNA ahel; 2 - lämmastikaluse asendumine;
3 - uue aluse lisandumine; 4 - ühe aluse kadumine.
A - adeniin, C - tsütosiin, G - guaniin, T - tümiin.
(Cricki järgi.)

Geenmutatsiooni tagajärjel tekib ka haigus, mida nimetatakse fenüülketonuuriaks. Haiged on nõrgamõistuslikud, nende nahk, juuksed ja silmad on tavalisest vähem pigmenteerunud, elektroentsefalogramm - anomaalne. Haiguse põhjustajaks on mutatsioon geenis, mis määrab fenüülalaniini muutumise türosiiniks. Mutatsiooni tagajärjel blokeeritakse see etapp biosünteesis ning liigne fenüülalaniin koguneb organismi.

Aminohapete kõrval võivad geenmutatsioonid põhjustada häireid ka teiste ühendite ainevahetuses. Kui näiteks vastav geenmutatsioon blokeerib insuliini sünteesi, takistub glükoosi muutumine glükoos-6-fosfaadiks ning tekib sahhariidide ainevahetuse pärilik haigus - suhkurtõbi.

DNA ei esine rakkudes vabalt, vaid paikneb erilistes rakutuuma struktuurides - kromosoomides - ja antakse koos nendega rakust rakku või põlvkonnalt põlvkonnale. Pärilikku-se muutumatu edasiandmine sõltub seega lisaks DNA replikatsiooni täpsusele ka kromosoomide replikatsiooni ja edasiandmise täpsusest. Iga elusorganismide liiki iseloomustab teatud kuju, suuruse ja arvuga kromosoomide komplekt, nn. karüotüüp. Reeglina moodustub tütarrakus emarakule omane karüotüüp. See toimub järgmiselt. Interfaasis sünteesitakse iga kromosoomi kõrvale talle igati sarnane teisekromosoom; anafaasis liigub kumbki teisekromosoomidest (mida neid ühendava tsentromeeri katkemiseni nimetatakse kromatiidideks) raku eri poolusele ja satub eri tütarrakku. Evolutsioonis on välja kujunenud keeruline struktuuride süsteem, nn. mitoosiaparatuur, mis tagab kromosoomide täpse jaotumise rakkude jagunemisel.

Teatud tingimustes tekivad aga karüotüübi edasiandmisel vead, mis võivad viia muutustele nii kromosoomide arvus kui ka struktuuris.

Muutusi kromosoomide arvus nimetatakse geenoommutatsioonideks. Geenoommutatsioonid võivad seisneda üksikute kromosoomide arvu muutumises (heteroploidsus ehk aneuploidsus) või terve kromosoomide komplekti kordistumises (polüploidsus ehk euploidsus).

Teatavasti sisaldavad sugurakud iga kromosoomi kujuvarianti ühekordselt - haploidse garnituurina (n), enamiku organismide keharakud aga kahekordselt - diploidse garnituurina ($2n$).

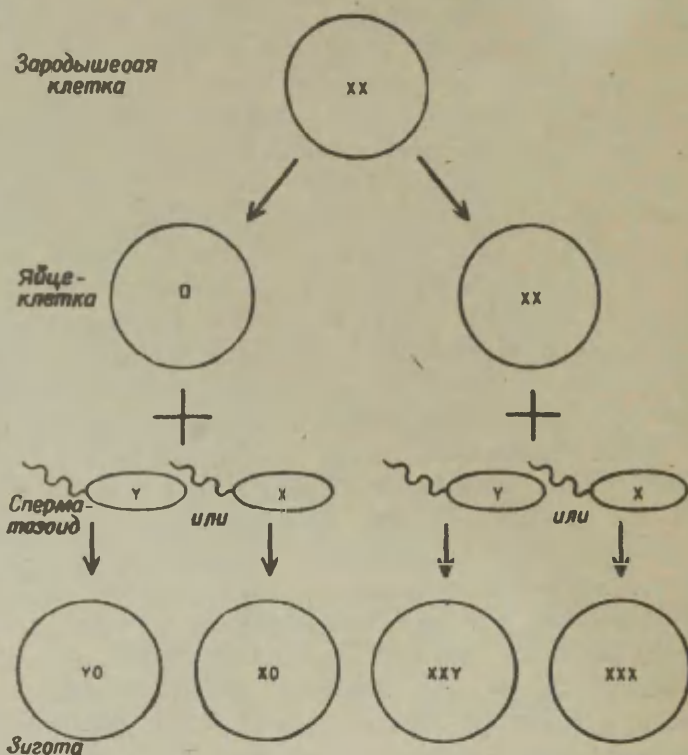
Aneuploidsus puhul esineb mõne kromosoomi kujuvariant keharakkudes kahekordse asemel ühe-, kolme- või neljakordse-na või puudub üldse. Vastavaid isendeid nimetatakse mono-, tri-, tetra- ja nullsoomikuteks. Aneuploidsete organismide

tekkimisele viib tavaliselt kromosoomide ebavõrdne jaotumine meiosis. Normaalselt liigub sugurakkude moodustumisele eelneva meioosi reduktsioonijagunemise anafaasis igast homoloogsete kromosoomide paarist kumbki partner erinevale rakupoolusele ja kõik vastavast lähterakust tekkinud gameetid saavad võrdse haploidse arvu kromosoomide. Mitmesuguste häirete tõttu meiosis võib aga mõni kromosoomide paar sattuda lahknematult ühte gameeti (moodustub karüotüüp $n+1$), kusjuures teine gameet jääb vastavast kromosoomist ilma (sisaldab kromosoomide komplekti $n-1$). Ebanormaalse kromosoomide arvuga gameetidest arenevad pärast viljastumist aneuploidid organismid. Aneuploidsus võib tekkida ka somaatilistes rakkudes, häirete tagajärjel mitosis. Sel juhul tekivad nn. mosaiiksed isendid ja koed, kelle rakud erinevad oma kromosoomide arvu poolest, sisaldades normaalse diploidse kromosoomide komplekti kõrval ka aneuploidseid garnituure. Näiteks sisaldab koekultuuri tingimustes kasvatatud tubaka kallus (haavakude) normaalse diploidse kromosoomide komplektiga ($2n = 48$) rakkude kõrval hulgaliselt aneuploidseid rakke, mille kromosoomide arv on 36, 38, 56 jne.

Aneuploidsus võib esile kutsuda olulisi muutusi fenotüübis. Kui kõdukärbse¹ liigil Drosophila melanogaster neljas kromosoom esineb kolmekordsena (trisoomik), tekivad fenotüübis järgmised kõrvalekalded: teravatipulised tiivad, jämedad harjased, siledad silmad. Ka inimesel tekitab aneuploidsus küllaltki tõsiseid muutusi nii füsioloogias kui ka psüühikas. Normaalselt sisaldavad naise keharakud sugukromosoomide paari XX, mehe keharakud - XY. Munarakkude valmimisele eelnevas meiosis võib juhtuda, et mõlemad X-kromosoomid liiguvad samale rakupoolusele. Tulemuseks on ebanormaalse kromosoomide arvuga munarakud, mis viljastumisel normaalse spermatozoididega annavad mitmesuguse kombinatsiooniga aneuploidseid sügote (joon. 2). XO-geno-

¹ Geneetikud kasutavad Drosophila melanogaster'i eesti-keelse nimetusena sõna "puuviljakärbes", mis on levinud ka inglisi- ja venekeelses kirjanduses.

tüübi puhul (Turneri sündroom) võivad puududa mitmed sootunnused ja esineda sellised kaasasündinud nähtused nagu ülilühike keha, aordi anomaalia, kurtus ja vaimsed häired. XXX-genotüübiga isendid ("ülinaised") võivad normaalselt viljakaks osutuda, kuid paljud on viljatud ja vaimu-



Жоон. 2. Анеуплоидсете сүгоотиде теккиmine сугу-
кромосоомиде ебанормаalse лaхкнемисе ту-
лемусена meioosis.

haiged. XXY-genotüübiga (Klinefelteri sündroom) kaasnevad ebanormaalselt suur kasv, rinnanäärmete suurenemine, sperma peaaegu täielik puudumine ning vaimsed häired.

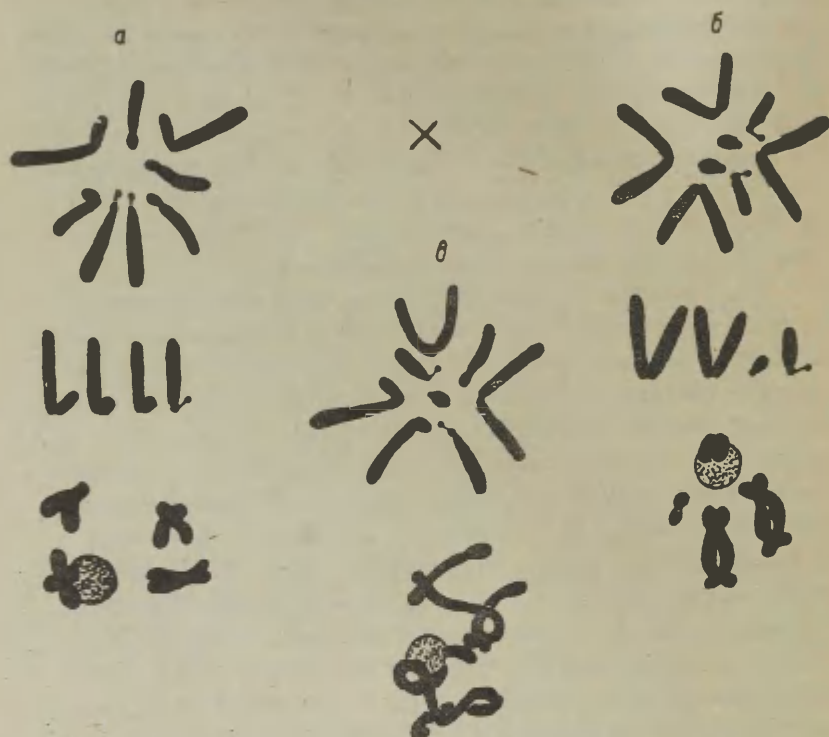
Aneuploidsust kohtame ka taimerligis. Ogaõuna tri-

soomikud erinevad normaalse diploidse karüotüübiga isenditest viljade ehituse poolest. Nisu nullsoomikud paistavad silma oma väiksema vitaalsuse ja madalama viljakusega.

Polüploidsete organismide keharakke iseloomustab enam kui kahekordne (diploidne) kromosoomide komplekt: triploidne ($3n$), tetraploidne ($4n$), oktoploidne ($8n$) jne. Polüploidse kromosoomide garnituuri tekkimisele viivad vastavad häired meiosis või mitosis. Tüüpiliseks polüploidse esilekutsujaks on nn. endomitoos, kus ei moodustu käävi ega toimu kromosoomide lahknemist, mistõttu kromosoomide arv iga jagunemise järel kahekordistub.

Polüploidus on üsna sagedaseks nähtuseks taimeriigis. Polüploidset taimed võivad diploidsetest erineda nii morfoloogiliste tunnuste kui ka biokeemilis-füsioloogiliste reaktsioonide poolest. Muutustega kromosoomide arvus kaasnevad muutused geenide vahekorras ja aktiivsuse tasemes ning see ei jää avaldumata vastavate isendite ehituses ja üldises elutegevuses. Sageli suurenevad rakkude ja tuumade, samuti organite (lehtede, õite, viljade) mõõtmed. Polüploidset taimed sisaldavad rohkem kloroplaste, nende tolmutterad on sageli suurenenud. Kui polüploidus ületab tetraploidse, tekivad tavaliselt diploididest väiksemad ja madalama eluvõimega taimeisendid. Kõrvuti morfoloogilist laadi muutustega esinevad polüploidsetel taimedel muutused ka viljakuses. Homoloogsete genoomide kordistumisel (autopolüploididel) viljakus reeglina väheneb, hübriidide polüploidsetel vormidel (allopolüploididel) võib aga viljakus suurened. Näiteks muutuvad tomatitaimed ploideerimisel praktiliselt steriilseks, tetraploidse hariliku aruheina (Festuca pratensis) viljakus moodustab vaid 66,3 % diploidse aruheina viljakusest. R. Riegeri (1963) andmeil avaldub steriilsus pikkade kromosoomidega taimeliikide ploideerimisel tugevmini kui lühikeste kromosoomidega liikidel: pikkade kromosoomidega aruheinal ulatub steriilsus 46,6 %-ni, keskmise pikkusega kromosoomidega tubakal - 23,5 %-ni ja väikeste kromosoomidega peedil - 4,1 %-ni.

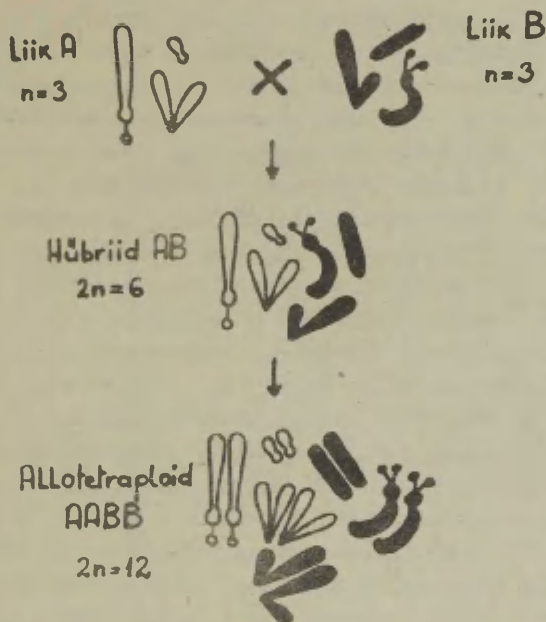
Viljakuse suurenemist allopolüploididel aitavad selgita-
da joonised 3 ja 4. Normaalseste gameetide tekkimiseks peavad



Joon. 3. Hübridide steriilsuse tsütoloogiline alus.
Ülemises reas - somaatilised kromosoomid,
keskmises reas - kariogramm, alumises
reas - kromosoomide konjugatsioon meiosis.
a - *Crepis tectorum*, b - *C. nova*, b - nen-
devaheline hübriid. (Gerassimova järgi.)

homoloogsed kromosoomid sugurakkude valmimisele eelnevas mei-
osis moodustama omavahel liitunud paare (bivalente). Lähte-
vanemate kromosoomide erineva arvu või kuju tõttu ei moodus-
tu hübridides sageli homoloogseid paare ega teki normaalsed

seid gameete, mistõttu hübriidid on steriilsed (joon. 3).
Hübriidi kromosoomide arvu kahekordistumisel tekib aga võimalus bivalentide moodustumiseks ning normaalsete gameetide arenguks (joon. 4).



Joon. 4. Allopolüploidse kromosoomide komplekti tekkimine.

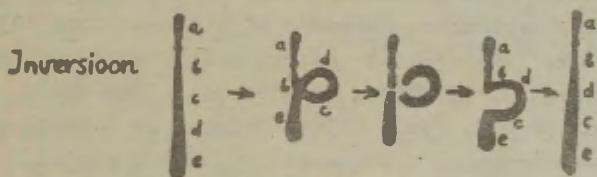
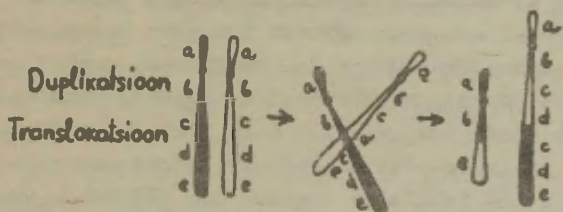
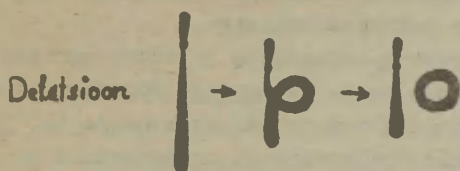
Morfoloogilisi muutusi kromosoomide struktuuris (kromosoomisiseid ümberkorraldusi) nimetatakse kromosoommutatsioonideks ehk kromosoomaberratsioonideks. Aberratsioonide tekkimise aluseks on kromosoomide murdumine ja taasühinemine. Niisugune nähtus võib kaasneda geenivahe-
tusega (crossing-over) meioosis või mitoosis. Lihtsa-
mal juhul murdub mõne kromosoomi küljest tüki-
ke ning kromosoom kaotab sellega osa oma geneetilisest materjalist

(lahtimurdunud tsentromeetritä kromosoomiosake ei suuda ise-
seisvalt rakupoolusele liikuda ning läheb raku jagunemisel
kaduma). Niisugust aberratsiooni nimetatakse deletsiooniks
(deletsiumiks). Murdunud kromosoomisegment võib aga liituda
homoloogse kromosoomiga, mille puhul räägime duplikatsioonist,
või mittehomooloogse kromosoomiga, mida nimetatakse
translokatsiooniks. Translokatsiooni korral võib aset leida
ka kromosoomisegmentide vastastikune vahetamine mittehomo-
loogsete kromosoomide vahel. Kui mingi kromosoomisegment
lahti murdub ja enne sama kromosoomiga taasühinemist 180°
võrra pöörduv, tekib nn. inversioon. Kromosoomaberratsioo-
nide tüüpe ja nende tekkimist selgitab joon. 5.

Kromosoomaberratsioonid põhjustavad muutusi geneetili-
se materjali hulgas ja vahetuses, eeskätt geenide paigutu-
ses. Geenide asetusest kromosoomidel sõltub aga suurel mää-
ral nende tegevuse aktiivsus ja avaldumise efekt. Muutused
geenide aktiivsuses kajastuvad omakorda organismide feno-
tüübis. Aberratsioonide toime võib olla surmav, kuid võib
piirduda ka mõningate mitteletaalsete muutustega vastavate
isendite ehituses ja elutegevuses. Translokatsioonid ja in-
versioonid vähendavad üldiselt viljakust. Kui tolmuterade
marakkudes toimub translokatsioon, osutub 50 % tolmutera-
dest abortiivseks. Kromosoomaberratsioone tuntakse ka ini-
mesel. Ühe vaimselt vähearenenud ja kaasasündinud selgroo-
vigastusega lapse rakkudes leiti 46 kromosoomi asemel 45
(Бирн, Джемс 1964). Lähemal vaatlusel selgus, et üks
kromosoomidest oli oma homoloogsest partnerist pikem. Jä-
relilik oli toimunud duplikatsioon, kusjuures murdunud
kromosoomi ülejäänud osa oli kaduma läinud.

Nii genoom-, kromosoom- kui geenmutatsioonide seas
eristatakse tavaliselt spontaanseid ja indutseeritud muta-
tsioone.

Esimeste all mõeldakse looduslikes (normaalsetes) tin-
gimustes, meile enamasti teadmatuks jäänud tegurite toimel
tekkinud mutatsioone, teiste all - eksperimentaalselt,
kindla teguri abil esilekutsutud mutatsioone. Nimetatud jao-



Joon. 5. Kromosoom-
aberratsioonid.

tus on suhteline ning sellest ei tohi järeldada, et ainult indutseeritud mutatsioonid on kausaalsed nähtused ja et spontaansed mutatsioonid toimuvad põhjuseta, iseendast. Mõlemal juhul on tegemist kausaalsete nähtustega ja tõenäoliselt ühesuguse tekkemehhanismiga.

Põhiline erinevus spontaansete ja indutseeritud mutatsioonide vahel seisneb nende sageduses. Spontaansed mutatsioonid toimuvad tunduvalt madalama sagedusega kui indutseeritud mutatsioonid. Hulkkraksetes organismides on geenide spontaanse muteerumise sagedus põlvkonna kohta 10^{-5} - 10^{-6} . Kõdukärbsel muteerub näiteks iga geen keskmiselt kord 40 000 aasta kohta (kusjuures ühe põlvkonna kestus on keskmiselt 12 - 14 päeva). Mutatsioonide sageduse inimesel määras esimesena nõukogude geneetik V.P. Efroimson. Lähtudes põhimõttest, et lapse- või noorukieas letaalsete retsessiivsete mutatsioonide tekkimise sagedus ühe põlvkonna kohta võrdub mutatsiooni homosügootsete kandjate ilmumise sagedusega populatsioonis, õnnestus Efroimsonil juba 1932. aastal kindlaks teha selliste pärilike anomaaliade sagedus, nagu hemofiilia, idiotism, pimedus jt. (Эфромсон, 1964). C.G. Fahmy ja M.I. Fahmy (1964) andmeil on inimese muteeruvate geenide koguarv vähemalt 10^4 . See tähendab, et iga viies inimene kannab endas uuesti tekkinud mutatsiooni. Põlvkondade jooksul mutatsioonid kogunevad, mistõttu muteerunud geenide koguarv igas inimeses on suurem. Iga retsessiivne mutatsioon eksisteerib eespool nimetatud autorite järgi ca 1200 aastat. Sellise arvestuse alusel võib iga inimene kanda endas vähemalt 8 kahjulikku mutatsiooni.

Erinevad geenid muteeruvad erineva sagedusega. Mortoni andmeil (Эфромсон, 1964) muteerub inimesel teistest sagedamini geen, mis toob kaasa raskekujulise vaimuhaiguse ($1,5 \times 10^{-3}$), samuti geen, mille muteerumine põhjustab kurtumust ($4,5 \times 10^{-4}$). Stadler märgib, et värvust mõjustava geeni R muteerumise sagedus maisil 1 000 000 gameedi kohta on 0, vahasust määrava mutantse geeni Wx sagedus aga - 492.

Spontaansete mutatsioonide põhjustena nimetatakse mitmesuguseid tegureid. V. Grant (1963) loetleb spontaansete mutatsioonide põhjustena kolme nähtust: 1) normaalne kosmiline kiirgus (tekitab ainult 0,1 % mutatsioonidest); 2) vead pärikkuse materiaalseste kandjate replikatsioonil; 3) geenid-mutaatorid (geenid, mis reguleerivad teiste geenide muteerumise määra rakusiseste keemiliste mutageenide kaudu).¹ Muteerumise sagedus allub geneetilisele kontrollile ja on loodusliku valiku objektiks. Looduslik valik on soodustanud selliseid genotüüpe, mis säilitavad muteerumise optimaalse taseme populatsioonis.

Indutseeritud mutatsioonide kõrgem sagedus saavutatakse vastavalt valitud tegurite, nn. mutageenide abil. Mutageenideks, mille abil saab sadu kordi tõsta mutatsioonide sagedust, võivad olla mitmesugused kiirguse liigid (ultraviolet-, röntgenikiirgus jt.), samuti keemilised ained, nende seas nii mõnedki laialdaselt kasutatavad ravimid (urotropiin) ja herbitsiidid (2,4-D). Mutatsioonide sagedust tõstavad eeskätt mitmesugused ebanormaalsed keskkonnategurid, millega antud organism tavaliselt kokku ei puutu. Polüploiduse indutseerimiseks kasutatakse edukalt kolhitsiini - sügislillest Colchicum autumnale saadavat alkaloidi, mis käävimürgina põhjustab rakkudes endomitoosi. On teada, et kromosoomaberratsioonide sagedust saab mõjutada vastava temperatuuri ja hapnikukontsentratsiooni abil.

Mutatsioonide sagedus suureneb üldiselt ka organismide vanusega. Näiteks tõuseb kromosoomaberratsioonide % vanemate seemnete idandamisest saadud taimedes, samuti ka vanemate emasorganismide gametogeneesis.

Mutatsioonide kui evolutsiooni põhilise materjali iseloomustamisel tuleb lähemalt peatuda mutatsioonide juhuslikul iseloomul ja kahjulikul toimel.

¹ Viimaste aastate uurimused näitavad, et mutaatorgeenide toime on seotud mutatsioonidega fermenti DNA-polümeraasi kontrollivas geenis.

Darvinistliku evolutsiooniteooria seisukohalt kannab mutatsiooniprotsess peamiselt juhuslikku iseloomu. Seda tuleb mõista nii, et mutatsioonid ei toimu vastavalt organismide vajadustele antud keskkonnas ega ka adekvaatselt mõjuvatele teguritele. Kuiv kliima ei kutsu esile ainuüksi organismide põuakindlust suurendavaid mutatsioone, lühilaineline kiirgus ei tekita otseselt kiirgusresistentsust tõstvaid mutatsioone. Üks ja sama väline tegur võib esile kutsuda väga erineva fenotüübilise efektiga mutatsioone. Röntgenikiirtega võib kõdukärbsel saada pärilikke muutusi silmades, tiibades, keha suuruses ja värvuses, elu kestuses, viljakuse astmes jne. Teiselt poolt võivad erinevad tegurid sama liigi isenditel esile kutsuda sarnaseid pärilikke muutusi. Näiteks põhjustavad nii vastav temperatuur, ultraviolettkiirgus kui ka mitmesugused kemikaalid lõvilõual sarnaseid mutatsioone: kääbusjat kasvu, kitsalehisust jn.

Darwin võrdles elutingimuste osa pärilike muutuste esilekutsumisel sädemega, mis süütab materjali, kuid ei määra leegi iseloomu. Evolutsioonimaterjaliks olevaid pärilikke individuaalseid kõrvalekaldeid nimetas Darwin tabavalt "määratlemata muutlikkuseks". Kaasaegne darvinism jätkab neid Darwini põhimõtteid. Kui organismid satuvad kokku teguritega, millega neil ei ole olnud kokkupuutumist eelneva ajaloolise arengu jooksul (näit. röntgenikiired, ultraheli, ainevahetusele võõrad keemilised ained) või millega nad ei ole kokku puutunud antud kontsentratsioonis, siis ei ole nad võimalised otstarbekohaselt vastama sellistele mõjustustele. Reaktsioon võib olla ainult määratlematu. Kui reaktsioon oleks määratletud, s. t. kui mutatsioon toimuks adekvaatselt mõjuvale tegurile, peaks arvama, et alati toimub muutus just selles DNA ahela osas, mis määrab ära antud tingimustes vajaliku valgu sünteesi või biokeemilise reaktsiooni tee. Kaasaegne teadus ei tunne mehhanismi, mis selliselt suudaks reguleerida muutusi DNA koostises. Muteeruv geen ei ole määratud ei organismi vajaduste ega ka mõjuvate keskkonningimuste iseloomu poolt.

Juhuslikkuse moment saadab ka tekkinud mutatsioone nende kombineerumisel genotüüpideks. E. Mayr (1959) iseloomustab seda järgmiselt. Mutatsioonide lülitumine ühte või teise genotüüpi algab geenide kombineerumisega kromosoomidesse, mis toimub üks kord põlvkonna jooksul - geenivahetusel sugurakkude meioosis. Segmentide vahetamine kromatiidide vahel ja seega geenide sattumine teatud kromosoomidesse kannab ilmselt juhuslikku iseloomu. Samasugune juhus saadab ka homoloogsete kromosoomide jaotumist meioosi anafaasis. Võrdse tõenäosusega satub muteerunud geeniga kromosoom ühele või teisele rakupoolusele, järelikult - ühte või teise gameeti. Juhuslikkus valitseb ka järgmisel astmel - gameetide edasises saatuses. On juhus, milline miljarditest spermatozoididest (muteerunud või muteerumata) võtab osa järgmise põlvkonna geneetilise konstitutsiooni kujundamisest. Seega valitseb juhus kõigil neil astmel, mis määravad muteerunud geeni sattumise ühte või teise isendisse antud populatsioonis.

Juhuslikkust mutatsioonide tekkimisel ei tohi aga üle hinnata. Ei saa öelda, et mutatsioonid toimuksid absoluutselt juhuslikult. Geenide mutabiilsus sõltub mitmesugustest teguritest, eeskätt aga nende "geenilisest keskkonnast", s. t. teiste geenide toimest. Geenide tasemel tegutseb mingisugune mehhanism, mis reguleerib ja suunab geenide muteerumist. Ka üksiku geeni ulatuses esineb diferentseeritud mutabiilsus, mida eriti ilmekalt demonstreeris 1961. a. Benzer bakteriofaagi T 4 struktuurgeeni r II analüüsil. Ta näitas, et 1500 spontaanselt mutatsioonist on 1/3 seotud geeni ühe osaga (sight), 1/5 - teise osaga, ülejäänud mutatsioonid jaotuvad aga geeni 200 osa vahel. Tähendab, geenides esinevad teatud eriti kõrge mutabiilsusega kohad, nn. "tulipunktid" (hot spots). "Tulipunktides" kutsub enamiku DNA aluste muutumine esile mutatsioone, geeni teistes osades viivad fenotüübiliselt registreeritavatele mutatsioonidele ainult mõningate aluste muutused.

Ka muteerumise suundi ei saa pidada absoluutselt juhus-

likeks. Juba I.I. Schmalhausen (1940) märkis, et muteerumise spetsiifika määratakse antud liigi ajalooliselt kujunenud organisatsiooniga, tema päriliku alusega. See tähendab, et teatud genotüüpides toimuvad teatud suunaga mutatsioonid suurema sagedusega kui teistes genotüüpides. Muteerumises ei ole täielikku vabadust, seda piirab antud genotüübi eelneva evolutsiooni käik. Viimane avaldub eriti selgelt asjaolus, et päritolult lähedasi organismide rühmitusi iseloomustavad sageli sarnased mutatsioonid.

Viimaste aastate uurimuste tulemused lubavad väita, et mutageenes on keeruline, sageli mitmeastmeline protsess, mis allub raku kontrollile (АЛИХАНЯН, 1965). Eriti ilmne on see seos nn. hilinevate mutatsioonide puhul, kui mutageeni toimetomendi ja mutatsiooni avaldumise vahele jääb ajavahemik, mille kestel võib temperatuuri, metaboliitide, mitmesuguste keemiliste ainete või teiste teguritega märgatavalt muuta indutseeritavate mutatsioonide kvantitatiivset suhet.

Vastavate mutageenide kasutamisega võib muuta "tulipunktide" jaotust geenil ulatuses. S.M. Geršensoni (ГЕРШЕН-СОН, 1966) andmeil tõstab vasika kilpnäärmest valmistatud DNA-preparaat valikuliselt mõningate Drosophila geenide mutabiilsust. Tuntakse teisigi analoogilisi nähtusi: $MnCl_2$ lisamine roheline hallituse söötmele surub valikuliselt alla vastava mutageeni poolt indutseeritud mutatsioonide tüüpe; röntgenikiirtega mõjustatud jahuleediku (Ephestia) mitmesuguste tiivaaberratsioonidega mutantide suhe sõltub temperatuurist, milles hoitakse nukke vahetult enne kiiritamist (Айепόαх, 1966).

Kõik see ei lükka aga ümber mutatsioonide üldiselt juhuslikku iseloomu. Isegi kui ilmneks, et mõni mutageen reageerib täiesti spetsiifiliselt mingi DNA alusega või aluste grupiga, ei saa oodata mutageeni märgatavat spetsiifilisust fenotüübi tasemel, sest ükskõik millist alust või aluste gruppi on genoomis sadu. Mutageenide spetsiifiline mõju tuleneb eeskätt nende toimest mutatsiooni sekundaarsele protsessidele, mutatsiooni stabiliseerumisele. Mutat-

sioon on keeruline protsess, milles DNA keemiline muutumine on ainult esimeseks sammuks mutantse fenotüübi ilmumise suunas. Geenistruktuuri primaarsele muutumisele järgneb muutuse stabiliseerumine ja replikatsioon, tema transkriptsioon RNA-le ja translatsioon polüpeptiidssesse ahelasse, mutantse raku jagunemine. Kõigist neist astmetest sõltub mutatsiooni realiseerumine ja nende kaudu mõjustavad mitmesugused mutageenid mutatsiooniprotsessi.

G.G. Simpson (Симпсон, 1948) väidab, et mutatsioonid ei ole täiesti juhuslikud nende fenotüübilise efekti suhtes, kuigi juhuslikuks osutub nende jaotumine populatsioonis ja ajas. Paljude tunnuste suhtes võivad muutused toimuda vaid vähestes suundades. C.H. Waddingtoni (1960) järgi sõltub mutantse geeni avaldumise efekt epigeneetilise süsteemi paindlikkusest, selle modifitseerumisevõimest. Viimane on omakorda valiku tulemus.

L. Whyte (1965) loeb mutatsioonide juhuslikkust piiravaks teguriks nn. sisemist valikut. Mutatsioonide efekti ei saa järgneva evolutsioonilise muutuse suuna suhtes täiesti juhuslikuks nimetada, sest enne kui muteerunud genotüüp saab välise valiku objektiks, on ta allunud sisemisele valikule ning viimane on juba avaldanud teatavat suunavat toimet. Geneetiline süsteem kui tervik reguleerib võimalike muutusi geenides, sest geneetilise süsteemi kõik osad peavad omavahel sobima. See tähendab, et kõik mutatsioonid ei realiseeru ning igasugused mutandid ei jää ellu. Geneetiline süsteem ise kui sisemise valiku tegur piirab võimalike pärilike muutuste realiseerumist ja sellega ka võimalike evolutsiooniliste muutuste suundi.

Kaasaegse darvinismi esindajad pooldavad seisukohta, et enamik mutatsioonidest on organismidele kahjulikud. Mutantsed vormid on antud tingimustega enamasti vähem kohastunud kui nende normaalsed vanemad. Kultuurtaimedel tekib G. Stebbinsi (1965) andmeil mutageneesiprotsessis ainult 1 % kasulikke mutatsioone. Suur osa mutatsioonidest on otsestelt letaalsed. Nad tekitavad niivõrd tõsiseid häireid

nende kandjate elutegevuses, et põhjustavad viimaste surma enne, kui need jõuavad paljuneda. Bakterite letaalsed mutandid ei suuda sageli sünteesida üht või teist vajalikku fermenti. Kui neid ühendeid ei lisata toitekeskkonnale, katkeb mutantsete organismide areng. Kõdukärbsel osutub 90 % kõiki-dest morfoloogiliselt eristatavatest mutantidest letaalseks. Looduses kaovad sellised mutandid populatsioonidest.

Enamiku mutatsioonide kahjulik iseloom seletub vastavate genotüüpide eelneva evolutsiooniga. Genotüübid on pikaajalise loodusliku valiku tagajärjel välja kujunenud terviklikud süsteemid. Tõenäosus, et sellistes terviklikes, oma tingimustega hästi kohastunud süsteemides tekib juhuslikult muutusi, mis neid süsteeme veelgi täiustavad, saab olla üsna väike. Loogilisem on arvata, et muutused genotüübis viivad eelkõige negatiivsetele tagajärgedele. Positiivsed mutatsioonid on juba fikseerunud populatsiooni genofondis. Seetõttu on kaasajal tekkivad uued mutatsioonid põhiliselt kahjuliku iseloomuga.

Letaalsete mutatsioonide kõrval tekib ka väike protsent indiferentseid või isegi otseselt kasulikke mutatsioone. Iga uuritud geeni suhtes on leitud eluvõimelisi mutante. Enamik neist küll vähendavad viljakust ja elujõudu, kuid esineb ka selliseid mutatsioone, mis suurendavad organismide vastupidavust. Näiteks osutub kõdukärbse valge mutant kõrgete ja madalate temperatuuride suhtes resistentsemaks kui normaalne tüüp.

Enamiku mutatsioonide kahjulikkus on fakt, millest võib teha ka on tehtudki järeldus, et mutatsioonid ei suuda anda küllaltast materjali evolutsiooniks. See väide väärrib lähemat analüüsi. Alljärgnevalt püüame näidata, et mutatsioonid, vaatamata oma valdavas osas kahjulikule iseloomule, suudavad anda materjali looduslikule valikule. Evolutsioonis on nimelt välja kujunenud rida mehhanisme, mis vähendavad ja neutraliseerivad mutatsioonide kahjulikku toimet.

Üheks selliseks mehhanismiks on geenide interaktsioon. Iga üksiku mutatsiooni elulisus sõltub suurel määral tema

"genotüübilisest keskkonnast". Muteerunud geen võib ühes genotüübis (s. t. geenide kombinatsioonis) letaalseks osutada, teises mitte. Selle näiteks võib tuua ühe ja sama geeni erineva efekti troopilise kala Xiphophorus erinevates genotüüpides (Dodson, 1960). Liigil Xiphophorus maculatus on dominantne suguliiteline geen N , mis põhjustab musta pigmendi hulga suurenemist. Homosügootsed isendid (NN) on tumedamad kui heterosügootsed (Nn). Lähedasel liigil X. helleri esinevad ainult selle geeni retsessiivsed alleelid (nn). Nimetatud liike võib ristata ja saada fertiilse F_1 . Heterosügootsetes hübriidides (Nn) osutub musta pigmendi hulk suuremaks kui dominanttsel homosügootsel vanemal X. maculatus. Kui F_1 -hübriide tagasi ristata retsessiivse homosügootse vanemaga X. helleri, saadakse järglasi Nn, kelles pigmenteerunud kude on muutunud kasvajaks. Seega geen N tekitab liigis X. maculatus normaalse värvivarjundi, hübriidis X. maculatus x H. helleri - sama tunnuse ekstreemse avalduse, aga liigile X. helleri lähedases hübriidses genotüübis - letaalse kasvaja.

Diploidsete organismide geenid esinevad teatavasti kahe või enama vormina, mida nimetatakse alleelideks. Enamasti muteerub korraga ainult üks alleelidest ning tekivad heterosügootsed mutandid. Enamikul uuritud mutantidest osutub muteerunuks retsessiivne alleel. See tähendab, et genotüübis on mutantse retsessiivse alleeli kõrval ka normaalne dominantne alleel. Normaalse dominantse alleeli funktsioneerimise tõttu jääb mutantse retsessiivse alleeli kahjulik efekt fenotüübis avaldumata, mutatsioon kui selline aga säilib antud genotüübis. Retsessiivne geen nagu "pääseb" loodusliku valiku toimest. Heterosügootsete mutantide näol püsib populatsioonis varjatud muutlikkus, mis võib realiseeruda (s. t. avalduda) vastavate tingimuste ilmnemisel keskkonnas. Mutatsioonid võivad säilida heterosügootses olekus piiramatu aja vältel. Tšetverikovi (1965) sõnade järgi "Liik nagu käsn imeb endasse mutatsioone". Genotüübiline muutlikkus kasvab proportsionaalselt liigi vanusega,

mistõttu vanades liikides kannavad kõik isendid endis mõningaid heterosügootseid mutatsioone.

Kaasaegne geneetika tunneb mitmesuguseid antimutageen-aeid aineid (streptomütsiin, tsüsteiin, arginiin jt.), mis suruvad alla mutatsioonide (ka letaalsete) avaldumist (Ды-Омнин, 1966). Antimutageenide seas on leitud siisuguseid raku metaboliite, nagu aminohapped. Võib arvata, et need ained toimivad antimutageenidena ka looduslikus mutageenisprotsessis.

Lisaks eespool kirjeldatule võib nimetada veel üht nähtust, mis on evolutsioonis välja kujunenud mutatsioonide kahjulikkuse vähendamiseks. Nimelt jaguneb hulkraksete organismide elutsükkel kaheks faasiks - haploidseks ja diploidseks. Haploidne faas, mis kõrgematel organismidel piirdub põhiliselt sugurakkude eksisteerimise perioodiga, on kujunenud pärilike muutuste suhtes "tundlikuks" faasiks. Sellel lühikesel perioodil toimub enamik mutatsioone ja rekombineerub olemasolev pärilikkuse materjal. Diploidse faasis, mis moodustab põhilise osa elutsüklist, on pärilikkuse kood paremini kaitstud "vigade" eest. Mutatsioonid võivad toimuda ka selles faasis, kuid tunduvalt harvem. Päriliku informatsiooni muutumatus diploidse faasis teeb ühtlaasi võimalikuks organismi pärilike omaduste kontrolli väliskeakkenna tegurite poolt loodusliku valiku käigus.

Seega mutatsioonid, kujutades endast mitmesuguseid "vigu" pärilikkuse materjali reproduktsioonil, on oma põhilises osas organismidele kahjulikud. Teiselt poolt on mõõdukad pärilikud kõrvalekalded evolutsiooni paratamatuks eelduseks. Selle vastuolu lahendamiseks on evolutsioonis välja kujunenud siisugused nähtused, nagu geenide interaktsioon, heterosügootsus ja elutsükli jagunemine haploidseks ja diploidseks faasiks.

Mutatsioonide kahjulikkus sõltub ka elutingimustest. Ei ole mutatsioone, mis oleksid kasulikud või kahjulikud ükskõik millistes tingimustes. G. Stebbinsi (1965) andmeil suurendavad erectoides-mutatsioonid Rootsisis odra vastupida-

vust lamandumisele, kuivas Kalifornias muutub nende mutantide pea rabadaks (murdub) juba enne seemnete küpsemist.

Mutatsioonide kui evolutsioonimaterjali järgmine oluline omadus on see, et nad enamasti tekitavad väga väikesi muutusi fenotüübis. Mida väiksem on mutatsioonide efekt, seda väiksem on nende kahjulik toime ja seda enam võimalusi on nende säilimiseks populatsioonis. Kaasaegse darvinismi seisukohalt annavad just väikesed mutatsioonid looduslikule valikule peamise materjali. Enamik morfoloogilisi ja ökoloogilisi erinevusi rasside vahel on tekkinud väikeste mutatsioonide kogunemise teek.

Ka Darwin pidas evolutsiooni põhiliseks eelduseks väikesi individuaalseid pärilikke kõrvalekaldeid. Erineval seisukohal olid selles suhtes mendelistliku geneetika varasemad esindajad, nende seas H. de Vries ja ka T. Morgani koolkond. Nad arvasid, et mutatsioonid tekitavad üldiselt suuri ja teravalt piiritletud muutusi fenotüübis. Niisugusele järeldusele jõudsid nad nende poolt kasutatud katsematerjali ja -metoodika tõttu. Esimesed kunstlikud mutatsioonid, mida tudseeriti tugevate mutageenidega, tekitasid tõepoolest üsna suuri ja teravaid muutusi fenotüübis. Suurte, selgesti eristatavate mutatsioonide abil oli pärilikkuse seaduspärasusi kergem uurida ning selles suhtes ei saa klassikalise geneetika esindajatele midagi ette heita. Viga seisnes selles, et nad oma katsetulemuste alusel tegid järelduse kogu looduse kohta ning väitsid, et evolutsioonimaterjaliks on suured pärilikud muutused ja et uued liigid tekivad äkki, ühekordsete muutuste tagajärjel. Selline vaade tingis põhjendatud skeptitsismi loodusliku valiku loova osa suhtes. Skeptitsismiperiood kestis käesoleva sajandi algusest kuni 30. aastateni. Siis hakkas järk-järgult selguma, et enamik pärilikke muutusi on väikese ulatusega.

Seoses väikeste pärilike muutuste osa rõhutamisega evolutsioonis omistatakse viimasel ajal üha suuremat tähelepanu nn. polügeenide muutumisele. Teatavasti võtab suure osa tunnuste (organite suurus ja proportsioonid, kasv, kaal, ge-

neratiivse perioodi saabumise aeg, seemnesaak, karvkatte tihedus jne.) geneetiliseist determineerimisest osa mitte üks geen, vaid palju geene - nn. polügeene. Polügeenid on väikese, kumulatiivse efektiga ja mõjustavad enamasti kvantitatiivselt mingit üht tunnust. Kui näiteks polügeenid ABC determineerivad seemnete kaalu, suurendavad nad kõik seemnete kaalu mingi grammide arvu võrra.

Looduslik valik on ilmselt soodustanud polügeenseid süsteeme, sest sel juhul väheneb iga üksiku muteerunud geeni kahjulik toime antud tunnuse suhtes (võrreldes olukorraga, kus üksainus geen determineerib kogu tunnuse). Polügeenid on omamoodi "puhverüsteemid" mutatsiooniprotsessides. Polügeensed süsteemid sisaldavad endis alati varjatud muutlikkust, mille arvel vastavate tingimuste saabumisel võivad tekkida uued genotüübid, s. t. materjal looduslikuks valikuks.

2. Rekombinatsioonid.

Mutatsioonide kõrval annab evolutsiooniprotsessile materjali ka pärilikkusühikute rekombineerumine. Rekombinatsiooni aluseks võib olla pärilikkusühikute, s. t. geenide kombineerumine sama genotüübi piirides, sama populatsiooni eri genotüüpide vahel, sama liigi eri populatsioonide vahel või eri liikide vahel.

Enamik organisme paljuneb sugulisel teel. Sugulise paljunemisega seotud geneetilised protsessid (geenivahetus, homoloogsete kromosoomide sõltumatu jaotumine gameetidesse ja gameetide juhuslik kombineerumine viljastumisel) põhjustavad pidevalt geneetilist rekombinatsiooni, s. t. uute geenikombinatsioonidega genotüüpide teket populatsioonis. Geenivahetus (crossing-over), mis kõrgematel organismidel leiab aset gameetide moodustumisele eelnevas meioosis (paljudel alamatel organismidel aga järgneb viljastumisele), seisneb segmentide vahetamises sünapteerunud paare moodustavate homoloogsete kromosoomide (täpsemalt, kromatiidide)

vahel. Selle tagajärjel tekivad kromosoomid, mis kujutavad endist mõlemalt vanemalt saadud homoloogsete kromosoomide rekombinatsioone. Meioosi anafaasis võivad rekombineerunud homoloogsed kromosoomid võrdse tõenäosusega liikuda mõlemale rakupoolusele, s. t. sattuda erinevatesse gameetidesse. Tulemuseks on väga erinevate geenikombinatsioonidega gameetide teke. Nagu näitas Mendel, annab n geeni poolst heterosügootne indiviid 2^n erinevat gameeti. Kui organismi geneetiline süsteem sisaldab näiteks 1000 geeni, millest igaüks on esindatud 4 alleeliga, võib ta tekitada 4^{1000} tüüpi gameete. Gameetide juhuslik kombineerumine viljastumisel suurendab veelgi populatsiooni geneetilist mitmekesisust. 4^{1000} eri tüüpi gameedist võib näiteks moodustuda 10^{1000} diploidset genotüüpi. Seepärast suguliselt paljunevates populatsioonides ei leidu kaht geneetiliselt täiesti sarnast isendit.

Geneetiline rekombinatsioon saab toimuda vaid nendel juhtudel, kui isendid on suurema või väiksema arvu alleelide poolst heterosügootsed. Obligatoorselt iseviljastuvatel organismidel geneetiline rekombinatsioon puudub.

Geneetilise rekombinatsiooni süsteemide võrdlev uurimine erinevates eluvormides näitab nende varieerumist. Mikroorganismide geneetilise rekombinatsiooni vormid (transformatsioon, transduktsioon, heterokarüoos) erinevad märgatavalt kõrgemate organismide omast. G.L. Stebbinsi (1960) järgi on erinevus tingitud mikroorganismide väikestest mõõtetest, kõrgest biokeemilise diferentseerumise astmest kõrvuti madala struktuurse diferentseeritusega ja paljude geenide olemasolust, mis toimivad ainult teatud keskkondades. Evolutsiooni käigus arenesid rekombinatsioonimehhanismid suurema täpsuse ja integratsiooni suunas. Sellest räägib tuumade, kromosoomide, mitoosi ja meioosi tekkimine. Uheks progressiivseks nähteks oli kahtlemata diploidisuse kui puhversüsteemi ja varjatud muutlikkuse allika väljakujunemine.

Looduslikud lokaalpopulatsioonid ei ole suletud süs-

teemid. Pidevalt toimub isendite rändamine ühest sama liigi populatsioonist teise. See toob kaasa geenide vahetamise ehk siirde (gene flow) eri populatsioonide vahel. Geenide siirde efekt avaldub ilmekalt neil juhtudel, mil ta ületab lokaalse valiku efekti. Valgejalghiire Peromyscus maniculatus lokaalpopulatsioonid erineva pinnavärvusega piirkondades erinevad oma karvkatte värvuse poolest. On aga andmeid (Mayr, 1968), et näiteks roosakashalli pinnasega alal esineb kõrvuti vastava roosakashalli karvavärvusega isenditega punakaid isendeid, kes pärinevad ligi 4 miili kaugusel punasel pinnasel elutsevast populatsioonist. Erie' järve saarte lubjastel rannakaljudel esinevad põhiliselt vöötideta vesinastikud (Natrix sipedon), järve ümbritseval soisel alal aga vöödilised isendid (Ehrlich, Holm, 1966). Lokaalne valik saartel ja maismaal toimub erinevates suundades, sõltuvalt erinevatest keskkonnatingimustest: heledatel rannakaljudel paistavad vöödilised isendid rohkem silma ja alluvad kergemini eliminatsioonile (neid hävitavad kalakajakad, haigrud jt. röövlinnud), soistel aladel pakub just vöödilisus suuremat kaitset. Sellele vaatamata sisaldavad saarte populatsioonid pidevalt teatud hulga vöödilisi isendeid, mida võib seletada vaid immigratsiooniga.

Geenide vahetus eri liikide vahel toimub eri liikidest isendite ristumisel. Hübridisatsioon on küllalt tavaline nähtus taimeriigis, eriti teatud perekondades (Salix, Rosa, Rubus). Liikidevahelised hübriidid osutuvad enamasti viljatuks, kuid tekib ka fertiilseid. Sellised hübriidid võivad olla materjaliks uute liikide tekkimisel. Liikidevaheliste hübriidide fertiilsust aitab tõsta polüploidideerimine, mis teatavate liikide evolutsioonis ongi aset leidnud.

Harva kohtame liikidevahelist ristumist loomadel. Juhusliku lindude kogumi uurimisel leidis E. Mayr (1968) 60000 isendi seast ühe hübriidi. Umbes samasuguses vahekkerras on leitud liikidevahelisi hübriide imetajail. Eriti harva on hübriide leitud roomajatel. Suhteliselt sageli esineb

neid aga kahepaiksetel, eriti kärnkonnadel. Hübriidid on suures ulatuses siiski steriilsed. Sagedamini leiab hübri-disatsioon aset ka kaladel, eeskätt mageveekaladel. Või-liblikatel (näit. Colias philodice ja C. eurytheme) moodus-tavad hübriidid vastavate liikide kokkupuutealal 10 - 12 % populatsioonidest. F_1 on fertiilne ja teatud määral ristub tagasi mõlema vanemaga.

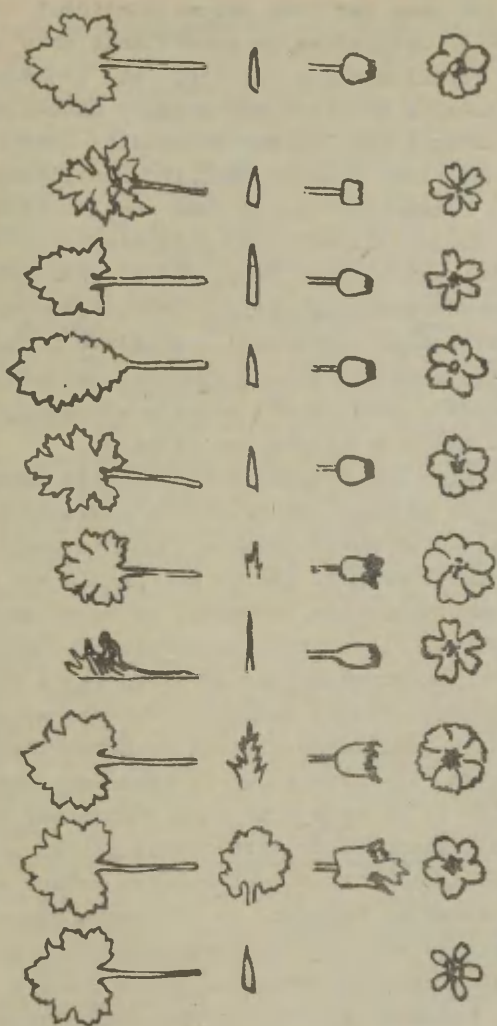
looduslik hübriidiseerumine loomadel ei ole juhuslik nähtus. Liikidevahelise isolatsiooni ületamine sõltub tea-tud teguritest. Hübridisatsiooni suurem sagedus kaladel se-letub näiteks nende organismivälise viljastumisega. Olulise tähtsusega on ka paaritumise viis. Kui kopulatsioonile eel-neb küllaldase kestusega "kihklusperiood", väheneb hübrii-dide tekkimise võimalus. Kui "tutvus" emas- ja isaslooma va-hel osutub lühiajaliseks, võib tekkida hõlpsamini hübriide.

Üldiselt on hübriidisatsioon etendanud väga väikest osa loomade evolutsioonis. Tekkinud hübriidid osutuvad enamasti steriilseks. Juhul, kui ka hübriidid vanematega tagasi ris-tuvad, tekivad normaalsest madalama elujõuga genotüübid, mis alluvad eliminatsioonile loodusliku valiku käigus. Eri-nevused hübriidiseerumise sageduses taimedel ja loomadel on seotud erinevustega nende füsioloogias, populatsiooni struk-tuuris, geneetilises konstitutsioonis ja ökoloogilistes ise-ärasustes. Oma liikuvuse tõttu suudavad loomad kergemini leida sobivat partnerit paljunemiseks kui ka elupaika. Tai-meseeme peab idanema hakkama seal, kuhu satub. Seetõttu soo-dustab valik taimedes nii geneetilist mitmekesisust kui ka mittegeneetilist plastilisust (modifikatsioone). Liikideva-heline ristumine suurendab pärilikku muutlikkust ning on seetõttu kujunenud küllaltki levinud nähtuseks taimeriigis. Sagedast hübriidisatsiooni soodustab tolmeldamine selliste väliste tegurite abil nagu tuul ja putukad. See võimaldab "vigu", mis viivad hübriidisatsioonile.

3. Mutatsioonide ja rekombinatsioonide osa evolutsiooniprotsessis.

Põhilised teadmised mutatsioonide tekkemehhanismist ja iseloomust on saadud laboratoorsete eksperimentidega. Kuid mutatsioonide indutseerimine laboratooriumis ei tõesta veel nende osa evolutsiooniprotsessis. Selleks on vaja näidata mutatsioonide olemasolu looduslikes tingimustes. Viimane ei ole kuigi lihtne, sest homosügootsed retsessiivsed ja letaalsed dominantid mutatsioonid elimineeritakse populatsioonidest kiiresti ning allesjääv muutlikkus säilib põhiliselt varjatud kujul (heterosügootses olekus, polügeensetes süsteemides jne.). Sellele vaatamata tuntakse tänapäeval looduses mitmesuguseid fenotüübis avalduvaid mutatsioone. Taimedel on leitud mutatsioone fenotüübilise efektiga mõõtmistes (kääbus- ja hiidvormid), õite, viljade ja lehtede ehituses (joon. 6). Sagedamini esinev mutatsioon taimedel on kirjulehisus (tuntakse vahtral, humalal, hortensiaal, maisil jt. taimeliikidel), samuti punalehisus (põõgil, tammel, saarel). Levinud mutatsioonideks on ka melanism ja albinism. Albinismi kohtame nii taimedel (klorofüllipuudumine), loomadel kui ka inimestel (pigmendita juuksed, punakad silmad). Euroopas tuleb keskmiselt iga 20 000 inimese kohta üks albinismijuhtum. Kuid ühes indiaani suguharus Uu.-Mehhikos esineb albinismi sagedusega 1 : 184. Loomade seas kohtame sabata ja lakkiskarvalisi mutante. Mitmesugused mutatsioone on kindlaks tehtud puuviljakärbse looduslikes populatsioonides. Looduslike mutatsioonide avastamisel on suuri teeneid nõukogude geneetikutel Tšetverikovil, Timofejev-Ressovskil ja Dubininil.

Evolutsiooniteooria seisukohalt on eriti oluline, et looduslikes populatsioonides esinevad sama tüüpi mutatsioonid kui laboratoorsetes eksperimentideski. Iga vastavalt uuritud looduslik populatsioon sisaldab samasuguseid mutantseid allele, nagu neid indutseeritakse katsetingimustes. Puuviljakärbse looduslikes ja poollooduslikes populatsioonides



Joon. 6. Pärisleht, kõrgleht, õietupp ja -kroon hiina priimula (*Primula sinensis*) normaalsel vormil (ülemises reas) ja mutantidel. (Andersoni ja De Wintoni järgi.)

nides on leitud enam kui 1000 eksperimentidest tuntud mutanti (Ross, 1962). Looduslike ja kunstlikult indutseeritud mutatsioonide kokkulangemine näitab, et looduses esinevad alleelid on algselt tekkinud samasuguste mutatsioonidena, nagu neid indutseeritakse laboratooriumides. Teiste sõnadega, mutatsioonid on olnud aluseks päriliku muutlikkuse (erinevate alleelide) tekkimisel looduslikes populatsioonides.

Looduslike ja indutseeritud mutatsioonide võrdlemisel ilmneb veel teinegi oluline fakt, mis tõestab mutatsioonide osa evolutsiooniprotsessis: paljud laboratooriumides indutseeritud mutatsioonid meenutavad looduslike taksonite vahel leitud erinevusi. Näiteks puuviljakärbsel sarnanevad indutseeritud muutused värvuses või tiibade soonestuses vastavate tunnustega selle perekonna eri liikides.

Mutatsioonide kui evolutsiooni põhilise materjali tähtsusest räägib ka asjaolu, et erinevused taksonoomiliste gruppide vahel tulenevad mutatsioonide ja nende kombinatsioonide erinevusest. Eriti selgelt ilmneb see juhul, kui mingi mutatsioon levib oma tekkekolde ümbruses, olles aluseks hästi eraldatava geograafilise rassi kujunemisele. Üksiku mutatsiooni alusel väljakujunenud geograafilise rassi näiteks toob Timofejev-Ressovski (1952) hamstrid. Venemaa metsastepi suhteliselt jahedas ja niiskes kliimas on hamstritel tekkinud melanistlik rass, mis näib antud tingimustega paremini sobivat kui selle liigi normaalne vorm. Saksamaal tuntakse põld-uruhiirel (Microtus arvalis) retsessiivse mutatsiooniga rassi, keda iseloomustab purihammaste erinev ehitus. Tigudel (näit. mudatigu Limnaea) on üksikmutatsiooni alusel kujunenud vasemale või paremale spiraliseeruva kojaga rassid. Enamik geograafilisi rasse erineb aga suure arvu geenmutatsioonide poolest, millest igaüks põhjustab väga väikesi kvantitatiivseid kõrvalekaldeid tunnustes.

Põhilise materjali evolutsiooniks annavad geenmutatsioonid. Ei saa aga eitada ka kromosoommutatsioonide osa evolutsioonis, kuigi see on märgatavalt väiksem. Viimane tuleb asjaolust, et kromosoomaberratsioonide kandjad on tava-

liselt nii madala eluvõimega või viljatud, et nende aberratsioonid järglastele ei kandu. Seetõttu kromosoomaberratsioonid, erinevalt geenmutatsioonidest, ei kogune põlvkondade jooksul. Teatud juhtudel võivad kromosoomaberratsioonid siiski olla materjaliks evolutsioonilistele muutustele. Selle võimaluse kasuks räägib tõsiasi, et mõned lähedased liigid erinevad muutuste poolest kromosoomide struktuuris. Näiteks erinevad kaks ühesuguse kromosoomide arvuga ($2n=24$) lilialiiki (Lilium martagon album ja L. hansonii) rea inversioonide poolest. Samuti on ühesugune kromosoomide arv kolmel tubakaliigil (Nicotiana glauca, N. langsdorffii, N. glauca), nende karüotüübid erinevad aga mitmete translokatsioonide tõttu. Translokatsioon on leitud ka mõningate skorpionide ja rohutirtsude looduslikes populatsioonides. Toodud näited räägivad sellest, et kromosoomaberratsioonidega võib mõnikord kaasneda positiivne efekt. Selle kohta leidub ka otseseid andmeid. Näiteks Drosophila pseudoobscura inversioonidega heterosügootsed isendid on teistest suuremad ja tugevamad.

Muutused kromosoomide arvus on etendanud olulist osa uute liikide, eeskätt taimeliikide tekkimisel. Polüploidised vormid moodustavad 30 - 50 % katteseemnetaimedest. Kuid polüploidisust kohtame ka teistes taimerühmades: vetikatel, seentel, samblikel ja sõnajalgadel. Erandi moodustavad paljasseemnetaimed, millel polüploidseid liike esineb väga harva. Kõige sagedamini leidub polüploidseid liike mitmeaastastel rohttaimedel, vähem üheaastastel rohttaimedel ja kõige vähem - puutaimedel. Polüploidsete liikide osa taimestikus oleneb suurel määral keskkonnatingimustest. Mõõdukalt sooja kliimaga aladel, kus pole toimunud jäätumisi ja puuduvad kõrgmäestikud, moodustavad polüploidse karüotüübiga liigid umbes 30 % kogu taimestikust. Arktilistel ja subarktilistel aladel suureneb polüploidide osa taimestikus, ulatudes 70 - 75%-ni (tabel 1).

Polüploidisuse nähtus on väga haruldane loomariigis. Loomade seas on polüploidisuse juhte täheldatud vaid mõningatel

T a b e l 1 .

Polüploidide protsent kõrgemate taimede
liikide üldarvust.

Maakoht	Laiuskraad	Polüploidide %
Sitsiilia	36,5-38,5	37
Rumeenia	43,7-47,5	46,8
Kesk-Ungari	46 - 49,5	48,6
Inglismaa	50 - 61	52,8
Taani	54,5-58	53
Põhja-Saksamaa	54 - 55	54,5
Rootsi	56 - 69	56
Norra	58 - 71	76
Soome	60 - 70	57,3
Island	63,5-66,5	71,2
Edela-Gröönimaa	60 - 62	74
Teravmäed •	77 - 81	74
Franz Josephi maa	80 - 82	75

rõngussidel, vähilaadsetel, liblikatel ja mõnedel salamanderlastel. Polüploidisuse puudumist loomadel seostatakse nende soomääramise kromosomaalse mehhanismiga, s. t. sugukromosoomide olemasoluga. Sugukromosoomide ja autosoomide vahel peab valitsema teatud tasakaal, vastasel korral tekivad häired soomääramise mehhanismis ning indiviidid muutuvad paljunemisevõimetuks. Polüploidsetes loomorganismides kaob ilmselt normaalne vahekord sugukromosoomide ja autosoomide vahel ning valik kõrvaldab sellised isendid kiiresti populatsioonist. Polüploidised loomad võivad säilida vaid mõningate partenogeneetilisel paljunevate liikide populatsioonides.

Polüploidisusest ilmselt suuremat osa on loomariigi evolutsioonis etendanud aneuploidisus. Lähedaste liikide võrdlus näitab reeglina väikesi kõikumisi kromosoomide arvus. Võib oletada, et aneuploidisus on olnud aluseks nende loomaliikide väljakujunemisel.

Suguliselt paljunevatel isenditel on päriliku muutlikkuse kujundamisel oluline osa geenide rekombinatsioonil. Võimalike kombinatsioonide hulk võib olla väga suur ja anda teatud aja jooksul looduslikule valikule materjali ka ilma mutatsioonideta. E. Mayr'i (1968) andmeil moodustavad immigratsiooni tagajärjel antud lokaalpopulatsiooni toodud geenid vähemalt 90 % kõikidest "uutest" geenidest. See näitab, kui suurt osa etendab populatsiooni geneetilise mitmekesisuse kujunemisel geenide siire. Algselt on muidugi kõik alleelid tekkinud mutatsioonide tagajärjel ja seetõttu jäävad mutatsioonid primaarseks materjaliks evolutsioonis. Kuid igal antud momendil langeb enamik suguliselt paljunevas populatsioonis täheldatavast pärilikust muutlikkusest geenide rekombinatsiooni arvele.

Rekombinatsioonide ja mutatsioonide osatähtsus uute genotüüpide allikana sõltub muuseas ka põlvkondade vaheldumise kiirusest. Aeglase põlvkondade vaheldumisega organismidel võib uute mutatsioonide sobivust antud genotüübiga kontrollida alles paljude aastate järel. Inimesel näiteks võib

uut mutatsiooni kontrollida alles iga 25 aasta järel, pika-
ealistel puutaimedel - 100 - 200 aasta järel. Uued mutata-
sioonid ei saa etendada peamist osa uute genotüüpide all-
kana selliste organismide populatsioonides. Varjatud muut-
likkus ja sugulise paljunemisega kaasnev rekombinatsioon pa-
kuvad kindlamat materjali evolutsioonilisteks muutusteks.
Lühikese elueaga organismide evolutsioonis on uutel mutata-
sioonidel hoopis suurem osa. Bakter, mis jaguneb iga 20 mi-
nuti järel, võib päeva lõpuks anda 10^{22} uut isendit. Kui sel-
lises haploidses organismis tekib kohastumusliku väärtuse-
ga mutatsioon, mõjustab see koheselt fenotüüpi ja levib po-
pulatsioonis kiiresti. Mikroorganismide põlvkondade kiire
vaheldumise tõttu suudab isegi madal muteerumise sagedus
pakkuda küllaldaselt materjali looduslikuks valikuks.

Teatud tingimustel ei ole pärilikkusühikute kombinee-
rumine kasulik. Kõrgematel loomadel ja taimedel täheldatakse
geneetilise rekombinatsiooni vähenemist suureneva viljakuse-
ga organismidel, ontogeneetilise arengu lihtsustumisel ja
uute alade asustamisel. Geneetilise rekombinatsiooni piira-
miseks on evolutsioonis välja kujunenud vastavad mehhanis-
mid, eeskätt geenide liitelisus (geenide aheldatus). Ühe ja
sama kromosoomi geenid moodustavad omavahel liidetud grupi,
mis antakse reproduktsooniprotsessis tervikuna järglastele,
kui geenivahetus või kromosoomaberratsioonid siin midagi
ei muuda. Kromosoomi ulatuses on naabergeenid omavahel tu-
gevamini seotud kui üksteisest kaugemal asetsevad geenid
ning moodustavad vähekombineeruvaid või praktiliselt rekombi-
neerumatuid grappe.

Geneetilist rekombinatsiooni piiravad madal geenivahe-
tuse aste, inbriiding ja iseviljastumine. Üheks oluliseks
momendiks selles suhtes on ka kromosoomide arvu vähenemine.
Viimast tõestab kromosoomide arvu võrdlus ühe- ja mitmeaas-
tastel taimedel. Teatavasti iseloomustab üheaastasi taimi
väiksem kromosoomide arv kui mitmeaastasi taimi. Kromosoo-
mide põhiarv (n) on puutaimedel 11 - 14, rohttaimedel -

7 - 9. V. Grant (1964) püüab analüüsida selle nähtuse põhjusi ja jõuab järelduse aruteluni. Kui mitmeaastasel taime-
liigil kujuneb välja antud tingimustega hästi kohastunud
genotüüp, säilib see pika aja tõttu aastaid, isegi sajan-
deid. Neid genotüüpe aitab muutumatuna säilitada ka vege-
tatiivne paljunemisviis, mis on levinud nähtuseks mitme-
aastastel taimedel. Kõrvuti vegetatiivse paljunemisega toi-
mub suguline paljunemine ja igal aastal tekib hulk sügoote.
Enamik neist hukkub. Kuid on tõenäoline, et paljude aastate
järel tekib mingi uue, sobivama genotüübiga sügoot, mis
võib asendada endist genotüüpi. Mitmeaastaste taimede elu-
iga annab looduslikule valikule küllaldaselt aega uute ja
antud tingimustes sobivamate genotüüpide kujundamiseks.

Sootuks erinev on olukord vegetatiivse paljunemiseta
üheaastastel taimedel. Kui üheaastaste rohttaimede seas te-
kitab hästi kohastunud genotüüp, sõltub selle säilimine ja le-
vik täielikult järglaste arvukusest, kusjuures antud geno-
tüüp tuleb järglastele võimalikult muutumatult (s. t. re-
kombineerumatult) edasi anda. Üheaastased taimed on sageli
pioneerideks uute alade asustamisel, kus nad peavad kiires-
ti kujundama antud tingimustega kohastunud populatsiooni.
Vastasel korral ei suuda nad seal püsima jääda. See tähen-
dab, et sobiv geenide kombinatsioon peab kiiresti ja muutu-
matult populatsioonis levima. Tingimused ei võimalda sobi-
va genotüübi "otsinguid" ja paljundamist pikkade aegade
jooksul, nagu see on iseloomulik mitmeaastastele taimedele.
Sobiva geenide kombinatsiooni kinnitamist ei saa jätta ai-
nuüksiks valiku hooleks, sellele peab ka geneetiline süsteem
ise kaasa aitama. Sobiva genotüübi fikseerumist populatsi-
oonis kindlustab geenide liitelisus. Mida väiksem on kromo-
soomide arv, seda suurem on tõenäosus, et sobivad geenikom-
binatsioonid antakse tervikuna ja muutumatult järglastele
edasi.

x x

x

Pärilikkuse materiaalsete kandjate (geenide, kromosoomide) muutumise ja rekombineerumise tõttu sisaldavad looduslikud populatsioonid mitmeti erinevate genotüüpidega isendeid. Pärilikud muutused kannavad üldiselt juhuslikku iseloomu, s.t nad ei toimu vastavalt organismide vajadustele antud keskkonnas ega ka adekvaatselt mõjuvatele teguritele. Viimane ei välista aga asjaolu, et nii mutatsioonide sagedus kui suund sõltuvad teatud määral muteeruvate genotüüpide eelnevast evolutsioonist. Pärilikud muutused on neid kandvatele isenditele enamasti kahjulikud, kuid võivad teatud juhtudel ka indifferentseteks või koguni kasulikeks osutuda. Mitmesugused evolutsiooni käigus väljakujunenud mehhanismid (geenide vastastikune toime, heterosügootsus, elutsükli jagunemine haploidseks ja diploidseks faasiks jt.) vähendavad mutatsioonide kahjulikku toimet ning võimaldavad populatsioonis säilitada vajalikku mutatsioonide hulka. Pärilik muutlikkus annab materjali looduslikule valikule ning on seega evolutsiooni paratamatuks eelduseks. Primaarse evolutsioonilise materjali annavad geenmutatsioonid, sest ainuüksi nende kaudu tekivad uued pärilikkusühikud (uued alleelid). Mahult moodustavad uued geenmutatsioonid aga väikese osa populatsiooni geneetilisest varieeruvusest, suurem osa pärilikust muutlikkusest tekib pärilikkusühikute rekombineerumisel (sugulisel paljunemisel, geenide siirdel, liikide ristumisel). Olulist osa etendab looduslike populatsioonide evolutsioonis varjatud muutlikkuse reserv. Need on n.-ö. muutused "igaks juhuks". Tingimuste muutumisel võib varjatud muutlikkus avalduda ja saada valiku materjaliks.

IV. LOODUSLIK VALIK - PÕHILINE SUUNAV JÕUD EVOLUTSIOONIS.

Darvinistliku evolutsiooniteooria kohaselt on evolutsiooni põhiliseks teguriks ja suunavaks jõuks looduslik valik.

Darwini kasutuses ei olnud veel otseseid vaatlus- ja eksperimentaalandmeid loodusliku valiku toimetehhanismi kohta ning ta tuletas selle organismide muutlikkusest ja olelusvõitlusest. Darwini arusaamist looduslikust valikust võib iseloomustada järgmiselt. Kõikide liikide isendid annavad suuremal arvul järglasi, kui on vaja antud põlvkonna asendamiseks (paljunemine toimub nn. geomeetrilises progressioonis). Sellest hoolimata säilitavad täiskasvanud isendite populatsioonid kõikides piirkondades enam-vähem püsiva arvukuse, mis võib tähendada ainult seda, et looduses on suurem üsna kõrge. Suur hulk isendeid hukub olelusvõitluses. Teiselt poolt iseloomustab organisme individuaalne varieeruvus. See tähendab, et ellujäämise pärast võitlevad isendid ei sarnane üksteisega täielikult ja pole seega ka võrdsed. Hukumine olelusvõitluses ei toimu juhuslikult: ühtede isendite omadused vastavad paremini antud tingimustele ning neil on teistest rohkem eeldusi ellujäämiseks ja järglaste andmiseks. Tulemuseks ongi sobivamate individuaalsete erinevustega isendite säilimine igas põlvkonnas ehk looduslik valik. Pikemaajalise loodusliku valiku tagajärjel kohastuvad liigid üha paremini oma elutingimustega, kujuneb välja elusale loodusele iseloomulik otstarbekohasus ja mitmekesisus.

Darwinile järgnenud perioodil on kogunenud rohkesti uusi andmeid loodusliku valiku mehhanismi kohta. Kaasajal suudetakse jälgida loodusliku valiku käiku nii looduses kui ka eksperimentides. Selle tulemusena on avardunud ja süvenenud arusaamine loodusliku valiku olemusest. Darwin rääkis looduslikust valikust peamiselt kui "kohasemate säili-

misest", kuid lisas samas, et võit olelusvõitluses tähendab indiviidide ellujäämise kõrval ka edukust järglaste andmises. Kaasaegne darvinism sünteetilise evolutsiooniteooria näol asetab pearõhu järglaste andmisele ja määratleb looduslikku valikut kui diferentseeritud paljunemist (Goudge, Grant, Lerner, Mayr, Simpson, Schmalhausen jt.). Oluline ei ole üksikute isendite säilimine või hukkumine, vaid asjaolu, millise pärilikkusega isendid populatsioonis annavad järglasi ja kui palju, s. t. missugusel määral võtavad nad osa järgmise põlvkonna pärilikkuse kujundamisest.

1. Loodusliku valiku käsitlus kaasaegses darvinismis.

Liigid esinevad looduses üksteisega ristuvatest isenditest koosnevate rühmitustena - populatsioonidena. Populatsioonid on terviklikud süsteemid, mida iseloomustavad kindel levila, arvukus, asustustihedus, sündimuse ja suremuse määr jt. tunnused. Lähemal vaatlusel ilmneb, et populatsioonid ei koosne kaugeltki ühesugustest isenditest. Nende liikmed võivad erineda nii fenotüübi kui genotüübi poolest. Genotüüpide erinevuse põhjused - mutatsioonid ja rekombinatsioonid - leidsid käsitlemist eelmises peatükis. Fenotüübiline varieeruvus on ühelt poolt põhjustatud erinevustest vastavate isendite genotüüpides, teiselt poolt - elutingimuste erinevusest populatsiooni levila erinevates osades.

Populatsioonis sisalduvat geenide kogumit nimetatakse **genofondika**. Populatsiooni genofondi komponendid - geenid - (täpsemalt, alleelid) kombineeruvad mitmesugusteks genotüüpideks. Nagu eelmises peatükis märgitud, ei sisalda suguliselt paljunevate isendite populatsioon kahtki täiesti sarnast (samade alleelidega) genotüüpi. Seejuures ei ole populatsioon erinevate genotüüpide ühtlane segu, vaid sisaldab neid diferentseeritult. Teatud genotüübid (alleelid)

moodustavad populatsioonis enamiku ja annavad talle üldilme. Erinevused genotüüpide sageduses tulenevad sellest, et kõik genotüübid ei anna võrdsel määral oma geenide kombinatsioone edasi järgmistele põlvkondadele: ühed ei paljune üldse, teised paljunevad vähem kui kolmandad. Enamiku moodustavad selliste genotüüpidega isendid, kes annavad teistest rohkem järglasi. Nendele iseloomulik geneetilise informatsiooni liik saavutab populatsiooni genofondis ülekaalu. Järglaste erinev arvukus ja ellujäämine ei ole omakorda juhuslik nähtus, vaid sõltub mitmetest teguritest: eluta looduse tingimustest (temperatuurist, valgusest, niiskusest jne.), vaenlastest, parasiitidest, nakkushaigustest, konkurentsist toidu ja territooriumi pärast, sugulisest valikust jt. Elu organismi sündimise ja paljunemise vahel on täis igasuguseid hädaohte (s. t. paljunemist piiravaid ja takistavaid nähtusi). Genotüübid võivad avaldada erakordset "tundlikkust" keskkonnatingimuste väiksemagi varieeruvuse suhtes. Kirjanduses leidub näiteks andmeid selle kohta, et teatud geenide kombinatsioon osutub hästi sobivaks temperatuuril $+25^{\circ}\text{C}$, kuid neutraalseks või isegi kahjulikuks temperatuuril $+16^{\circ}\text{C}$.

Geneetiliselt heterogeenses populatsioonis osutuvad seega teatud genotüübiga isendid "edukamaiks" nimetatud tegurite toime suhtes ning annavad teistest suuremal arvul järglasi, s. t. võtavad suuremal määral osa järgmise põlvkonna genofondi kujundamisest. Vastavate tegurite pikemaajalise kindlasuunalise toime tagajärjel annavad teatud genotüübiga isendid põlvkonnast põlvkonda teistest enam järglasi ja määravad sellega antud populatsiooni geneetilise koostise. Täheleb, populatsioonis toimub pidevalt erinevate genotüüpide mittejuhuslik diferentseeritud reproduktsioon. See ongi looduslik valik. "Loodusliku valiku all mõistame teatud isendite valikulist säilimist nende järglastes, s. t. ellujäämist ja järglaste andmist isendite poolt, kes millegagi erinevad elimineeritud või järglasteta jäänud isenditest." (Лилман-Брайсон, 1940.)

Erinevate genotüüpide (alleelide) vahetõrje populatsioo-

nis sõltub loodusliku valiku teguritest. Loodusliku valiku toimemehhanismi võib täiendavalt selgitada järgmise hüpoteetilise näitega. Oletame, et mingis madude populatsioonis on 1000 isendit, nendest 500 täpelist, 500 - vöödilist. Kui edasi oletada, et vaenlased märkavad ja hävitavad rohkem vöödilisi kui täpilisi madusid, sisaldab järgmine põlvkond juba vähem vöödilisi isendeid (näit. 250 vöödilist 750 täpilise kohta). Kui säilivad samad vaenlased, väheneb järgmistes põlvkondades vöödiliste isendite hulk veelgi. Muutus vastavate isendite sageduses tuleb sellest, et täpilistel isenditel on parema kaitstuse tõttu enam võimalusi järglaste andmiseks. Kui vöödilised isendid kujutaksid endast mutante, elimineeritaks nad kiiresti populatsioonist. Kui aga täpilised oleksid mutandid, soodustaks valik nende levikut populatsioonis. Nii määrab looduslik valik populatsiooni järgmiste põlvkondade geneetilise koostise. Ühed genotüübid paljunevad ja levivad, teised genotüübid aga kaovad populatsioonist. Viimast nähtust nimetatakse "geneetiliseks surmaks", erinevalt üksikute isendite surmast. Üksikute isendite diferentseeritud suremus seostub loodusliku valikuga ainult paljunemiseelsel perioodil. Postreproduktiivsel diferentseeritud suremusel ei ole valikulist tähendust. See tähendab, et valik mõjustab ontogeneesi ainult reproduktsioonini ega toimi enam hilisematele faasidele. Kui paljunemisele järgnevat perioodi iseloomustavad ka mõningad kahjulikud kõrvalekalded, antakse need ikkagi järgmisele põlvkonnale edasi. Seetõttu esinebki vanemas eas tunduvalt rohkem igasuguseid häireid elutegevuses.

Diferentseeritud reproduktsioon on komplitseeritud nähtus, mis koosneb omakorda mitmest komponendist: diferentseeritud eluvõimest, diferentseeritud elukestusest (täpsemalt, sigivusperioodi kestusest), diferentseeritud edust paaritumises, diferentseeritud viljakusest. Kõigist neist momentidest oleneb kokkuvõttes reproduktsiooni ulatus. Suurema eluvõimega, pikema sigivusperioodiga ja suurema viljakusega isenditel on rohkem järglasi.

Mingi uus, mutatsioon või rekombinatsioon tagajärjel tekkinud genotüüp suudab populatsioonis säilida ja levida ainult siis, kui ta läbib edukalt loodusliku valiku kontrolli. Selleks peavad uuel genotüübil olema teatud eelised olemasolevate genotüüpide ees. Uute genotüüpidega isendid peavad olema antud tingimuste suhtes resistentsemad, kohasemalt värvunud või mingil muul moel edukamad. Fischer ja Haldane näitasid 30. aastatel, et evolutsioonilised muutused populatsiooni genotüüpide vahekorras tekivad isegi siis, kui uutel "võistlevatel" geenialleelidel on 0,1%-line selektiivne väärtus, võrreldes olemasolevate alleelidega. Hilisemad andmed lubavad väita, et erinevused looduslike populatsioonide genotüüpide valikulises väärtuses võivad ulatuda 30 - 50 %-ni (näit. industriaalse melanismi ja DDT-resistentsuse puhul).

Kõikides looduslikes populatsioonides esineb alati erinevaid genotüüpe, nii rekombineerunud pärilikkusega kui ka mutantsete isendite näol. Kuid populatsioon tervikuna säilitab väliselt muutumatu "normaalse" vormi antud tingimustega sobivamate fenotüüpide kujul. Fenotüübis avaldunud mutatsioonid elimineeritakse, säilivad vaid varjatud mutatsioonid. Populatsioon kui niisugune (s. t. geenialleelide suhteline sagedus ja keskmine fenotüüp) muutub ainult siis, kui toimub mingi kindlasuunaline muutus loodusliku valiku tegurites. Kui muutuvad keskkonnatingimused või kui populatsioon asustab uusi alasid, võivad varem neutraalsete või isegi kahjulike mutatsioonidega isendid saavutada teiste suhtes teatud eelise ja rohkem järglasi anda. Niisugustel momentidel ilmneb varjatud muutlikkuse eriline osa evolutsioonis. Heterosügootsuse ja polügeenide vormis sisaldab iga populatsioon potentsiaalseid pärilikke muutusi, mis võivad kasulikuks osutada mingites uutes, populatsioonile seni ebatavalistes tingimustes. Goudge (1961) märgib sellega seoses, et muutliku keskkonna puhul sõltub populatsioonide säilimine rohkem nende kohastumisvõimest kui kohastatuse astmest. Mida lähemale jõuavad populatsioonid nende kohastumise optimumile antud tingimustes, seda vähem on nad võimelised reageerima suurematele

muutustele selles keskkonnas. Vähem kohastunud organismid suudavad paremini vastu panna keskkonna muutustele. Goudge nimetab seda "mittetäielikult kohastunute ellujäämiseks". Võib arvata, et need "mittetäielikult kohastunud" isendid sisaldavad endis varjatud muutlikkust ning suudavad selle arvel reageerida järskudele, juhuslikele muutustele keskkonnas.

Kindlasuunalised muutused loodusliku valiku tegurites muudavad geenialleelide (genotüüpide) sagedust populatsioonis. Selle tagajärjel kujuneb välja uute, antud tingimustega enam kohastunud omadustega populatsioon, mis võib alguse anda uuele alamliigile, liigile jne. Üksikutel isenditel tekkinud pärilikest muutustest kujunevad pika aja jooksul, loodusliku valiku tegurite toimel populatsioonile, liigile jt. organismide looduslikele rühmitustele omased evolutsioonilised muutused, mis enamasti kujutavad endast kohastumist. Keskkonnategurite kõrval sõltub loodusliku valiku suund ka organismide geneetilisest substraadist. Populatsiooni eelneva evolutsiooni käigus väljakujunenud genofond piirab ja sellega ühtlasi kanaliseerib võimalike evolutsiooniliste muutuste suundi.

Teatud tingimustel võivad populatsiooni alleelide vahekorras toimuda juhuslikud muutused, mis ei ole põhjustatud loodusliku valiku toimest, vaid nn. geneetilis-auto-maatsetest protsessidest (random genetic drift). Viimati nimetatud mõistet kasutatakse küllaltki sageli nii geneetika- kui evolutsioonialases kirjanduses, kuid siiani puudub ühtne arusaamine selle mõiste sisust. E. Mayr'i (1968) järgi kasutatakse mõistet "genetic drift" vähemalt viie erineva nähtuse iseloomustamiseks.

1. Juhuslikud kõikumised geenide sagedustes (accidents of sampling), mille aluseks on asjaolu, et kõigist tekkinud gameetidest (eriti spermatozoididest) läheb järgmise põlvkonna moodustamiseks vaid teatud kogum (sampling). See tähendab, et järgmisse põlvkonda satub ka vaid teatud kogum kõigist geenialleelidest. Juhuste tõttu meiosis ja viljas-

tamisel ei tarvitse eri alleelide vahetada järgmises põlvkonnas kujuneda samasuguseks, nagu see oli eelmises põlvkonnas, vaid võib märgatavalt erineda. Paljude põlvkondade järel juhuslike kõikumiste efekt liitub ja geenide sagedus muutub oluliselt erinevaks lähtepopulatsiooni omast. Uus mutantne alleel võib sel teel juhuslikult levida ja fikseeruda populatsioonis, kuid sagedamini viivad sellised kõikumised uue alleeli kiirele elimineerumisele. Järgmise põlvkonna moodustamisest osavõtvate gameetide kogumi valiku iseloomustamiseks toob Merrell (1962) järgmise näite. Oletame, et meil on kott täis kuulikesi, millest pooled on mustad, pooled - valged (piltlikult: eri alleelid). Kui tõmbame sellest kotist peotäie kuulikesi, ei tarvitse mustade ja valgete vahetada väljatõmmatud kogumis enam ühesugune olla.

Juhuslikke kõikumisi alleelide vahetamises soodustavad populatsioonide väikesed mõõtmed, isoleeritus ja vastavate alleelide selektiivne neutraalsus. Merrelli andmeil on Ameerika indiaanlased selle mandri asustamisest saadik elanud suhteliselt väikeste ja isoleeritud suguharudena, mis on märgatavalt muutnud nende veregruppide vahetada. Antigeeni A määrava geeni sagedus inimkonnas kõigub üldiselt 15 - 45 % vahel, Ameerika indiaanlaste mõningates suguharudes võib see aga langeda 1 - 2 %-ni, tõustes teistes suguharudes 80 %-ni. Merrelli seisukohalt liitub geenide sageduste juhuslike kõikumiste efekt enamasti loodusliku valiku toimega ning viib homosügootsuse astme tõstmisele väikeses populatsioonides. Mayr'i arvates on selle nähtuse osa evolutsioonis ilmselt üle hinnatud. Nii mitmedki juhuslike kõikumiste tagajärjeks loetud nähtused on hiljem osutunud loodusliku valiku toime tulemuseks. Kui sellised juhuslikud kõikumised geenide sagedustes ka aset leiavad, viivad nad eeskätt negatiivsetele tagajärgedele evolutsioonis, s. t. soodustavad mitteadaptiivset diferentseerumist ja väljasuremist väikestes isoleeritud populatsioonides.

2. Uute populatsioonide rajamine väheste isendite (äärmisel juhul ühe viljastatud emasorganismi) poolt (founder

principle). Niisuguste, sageli juhuslike tegurite mõjul populatsioonist eraldatud isendite järglased kannavad endis ainult väikest osa lähtepopulatsiooni genofondist ning võivad seetõttu anda alguse uue geneetilise koostisega populatsioonile.

3. Kiired muutused populatsiooni suuruses ja sellega kaasnevad nihked valiku surves.

4. Selektiivse väärtuseta fenotüübiliste tunnuste järkjärguline muutumine. Viimati nimetatud nähtust ei tohi Mayr'i arvates kuidagi geneetilis-automaatsete protsesside tulemuksks lugeda. Selle aluseks on ilmselt geenide pleiotroopsus.

5. Genotüüpide selektiivne ekvivalents, s. t. antud tingimustes võrdse valikulise väärtusega fenotüüpide kujundamine erinevate genotüüpide poolt. On ilmne, et juhus etendab olulist osa selle määramisel, missugune neist genotüüpidest saavutab suurima sageduse populatsioonis. Erinevate genotüüpide fenotüübilist ekvivalentsi peab Mayr kõige suuremaks indetermineerituse ja juhuslikkuse allikaks evolutsioonis.

Kokkuvõttes märgib Mayr, et mõned nimetatud nähtustest sisaldavad tõepoolest juhuslikkuse momenti (s. t. toimuvad sõltumatult valikust), teised on aga otseselt või kaudselt seotud loodusliku valikuga. Ei saa öelda, et juhus määrab evolutsiooni suundi. Kui juhus ka mingil viisil evolutsiooni suundi mõjutab, siis ta kas töötab neile vastu või ainult soodustab kuidagi üleminekut uuele suunale. Valik põhjustab korda, juhus - korratust, valik on enamasti loov, juhus - sageli hävitav.

Saga ei ole kahtlust, et teatud tingimustel võivad juhuslikud tegurid mõjutada geenide sagedust populatsioonides. Vajeldavaks jääb aga küsimus, millist osa etendavad need juhuslikud kõikumised lokaalpopulatsioonide evolutsioonis. Mitmekulgsema ülevaate saamiseks nimetatud probleemist esitame alljärgnevalt ka mõningate teiste autorite seisukohti.

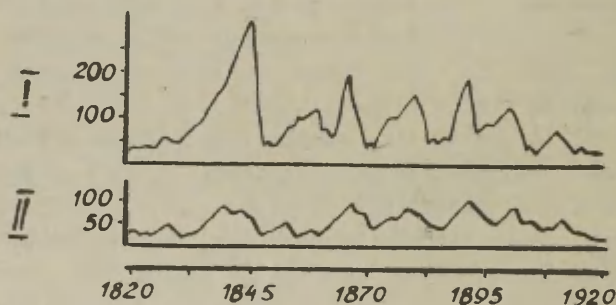
E.B. Ford (1964) selgitab alleelide sageduste juhusliku kõikumise olemust järgmiselt. Oletame, et mingi populat-

siooni antud põlvkonnas n esinevad võrdse sagedusega alleelid A ja a . Kui kummalgi alleelidest ei ole teise ees mingit eelist (s. t. valikulist väärtust), peaks nende vahekord ka järgmises ($n + 1$) põlvkonnas samaks ($1 : 1$) jääma. Juhuslike kõrvalekallete tõttu viljastumisel ja järglaste ellujäämisel ei tarvitse see aga alati nii kujuneda. Alleel a võib $n + 1$ põlvkonnas näiteks kergesti võtta enda alla kaks kohta (lookust) enam ja alleel A - kaks kohta vähem, kui oletatav vahekord ette näeb. Kui populatsioonis on 500 diploidset isendit, tähendab see, et seal esineb 498 A -alleeli ja 502 a -alleeli, kusjuures alleel a ületab loodetava sageduse 0,4 % võrra. Kui aga populatsioon koosneb ainult 10 isendist, kujuneb $n + 1$ põlvkonnas sama suure kõrvalekalde puhul vahekord $8A : 12a$, kusjuures alleel a ületab eeldatava sageduse juba 20 % võrra. Niisuguse juhusliku kõrvalekalde säilimine järgmistes põlvkondades viib peagi ühe alleeli täielikule elimineerimisele populatsioonist. Seega võivad juhuslikud kõrvalekalded geenide sagedustes põhjustada küllaltki märgatavaid muutusi väikeste populatsioonide geneetilises koostises.

Geneetilis-automaatsete protsesside mõju väikeste populatsioonide geneetilisele koostisele võib avalduda isegi siis, kui looduslik valik toimib neile protsessidele vastupidises suunas (teise alleeli kasuks). Kui näiteks oletada, et alleelil A on 1%-line selektiivne väärtus alleeli a ees, saame 10-liikmelise populatsiooni $n + 1$ põlvkonnas suhte $8A : 12a$ asemel $8,1A : 11,9a$. 500 isendist koosnevas suures populatsioonis kujuneb aga analoogilistel tingimustel suhe $503A : 497a$, mis räägib valiku efektiivsuse kasuks. Järelikult sõltub loodusliku valiku efektiivsus geenisageduste muutmisel valiku surve intensiivsuse kõrvalekalde suurusel populatsiooni suuruselt. Muidugi, küllalt suure valiku surve korral (näiteks 20%-lise selektiivse väärtusega alleeli olemasolul) ületab valiku efektiivsus geneetilis-automaatsete protsesside toime ka 10 isendist koosnevas populatsioonis.

Väikestes populatsioonides elimineeruvad mutatsioonid kergemini, kuid satuvad ka kergemini homosügootsesse olekusse, nagu märgib Schmalhausen (1968). Seetõttu on väikesed isoleeritud populatsioonid oma geneetiliselt koostiselt ühtlasemad, erinevad aga alati omavahel mitmesuguste juhuslike kõrvalekallete poolest. Juhuslikud erinevused võivad olla aluseks erinevatele suundadele nende populatsioonide edasises evolutsioonis. Teiselt poolt iseloomustab väikesi populatsioone madal muutlikkus, mis takistab nende edasist kohastumist ja progressi. AINUÜKSI pidev mutatsiooniprotsess. ühtede ja samade mutatsioonide kordumine, kindlustab evolutsiooniks vajaliku materjali.

Küllaltki teravad muutused populatsiooni genotüüpide sagedustes võivad toimuda nn. populatsioonilainete tõttu. Viimaste all mõeldakse nihkeid isendite arvus ja territoriaalses paiknevuses (Lüers, Ulrich, 1954). Populatsiooni isendite arv ei püsi aasta-aastalt konstantsena, vaid teeb korrapäratult või tsükliliselt läbi suurenemisi ja vähenemisi (joon. 7). Esmakordselt mõistis niisuguste muutuste



Joon. 7. Populatsioonilained.

I - jänese (*Lepus americanus*) populatsioonid Kanadas,
 II - ilvese (*Lynx canadensis*)
 Näitajaks karusnahkade arv (tuhandetes) turul (Hewitti järgi).

evolutsioonilist tähendust Tšetverikov, nimetades neid "elulaineteks". Muutused populatsiooni isendite arvus toovad kaasa muutusi üksikute genotüüpide (alleelide) sageduses. Kui osa isendeid mingil põhjusel elimineerub, kaob populatsiooni genofondist ka osa allelele, teised alleelid saavutavad aga senisest suurema sageduse. Populatsioonilainete tõttu ühed mutatsioonid elimineeruvad kiiresti, kusjuures teised saavutavad sama juhuslikult ja kiiresti kõrge kontsentratsiooni. Nii mõnedki väärtuslikud genotüübid võivad kaduma minna, kahjulikud genotüübid aga väikestes isoleeritud populatsioonides kinnistuda ja nende edasist kohastumist pidurdada. Nihete tõttu populatsiooni isendite territoriaalses paiknevuses võivad üksikud genotüübid sattuda uutesse tingimustesse, millega nad endistest paremini sobivad. Suurte territoriaalsete populatsioonilainete tagajärjel võivad erinevad vormid seguneda ja uusi tunnuste kombinatsioone moodustada, andes sellega ühtlasi uut materjali evolutsioonilisteks muutusteks. Eriti sagedasteks osutuvad populatsioonilained liikide ja alamliikide levila piirialadel: ühtedes punktides tõmbub liik (alamliik) tagasi, teistes tungib edasi (väljapoole tüüpilist levilat). Viimasel juhul võivad kaugemale ettetunginud isenditest omaette suletud populatsioonid kujuneda.

Populatsioonilaineid põhjustavad osaliselt kliima- ja teiste keskkonnatingimuste kõikumised, osaliselt mitmesugused biotsönootilised suhted. T.V. Koškina (Кошкина, 1966), kirjeldades tsüklilisi populatsioonilaineid mitmesugustel Koola poolsaare väikestel närilistel, näitab, et tsükli erinevatel faasidel muutub nii elukeskkond kui ka populatsioon ise. Populatsiooni arvukuse languse perioodil kasutavad loomad vaid kõige paremate toitumis- ja varjumistingimustega paiku levila ulatuses. Niisugustes soodsates tingimustes kasvab peagi arvukus, tekib üleasustus ja osa isendeid emigreerub ~~vähem~~ optimaalsetesse paikadesse. Teravneb nii liikidevaheline kui ka liigisisene konkurents. Toimuvad mitmesugused muutused loomade füsioloogias ja instink-

tides (väheneb emainstinkt ja esineb kannibalismi, häirete tõttu hormonaalses talitluses surutakse alla suguelundite tegevus, langeb suhkruasisaldus ja mõnede teiste ainete sisaldus veres). Selle tagajärjel väheneb loomade viljakus, aeglustub areng ning nõrgeneb vastupidavus haigustele. Paralleelselt toimuvad märgatavad muutused elukeskkonnas: toiduhulkade (taimede) ärakasutamine, varjevõimaluste vähenemine seoses taimede hävitamisega, rõõvloomade intensiivne paljunemine, ebasoodsad meteoroloogilised tingimused seoses saabuva talvega. Kõik kokku vähendab järsult isendite arvu populatsioonides ja tsükel (mis antud näriliste liikide puhul kestab keskmiselt 4 - 5 aastat) algab uuesti.

On ilmne, et populatsioonilained ei toimu sõltumatult looduslikust valikust. Valiku surve "laine" erinevates faasides on aga erinev: tõusuastmel minimaalne, laine harjal ja eriti languse faasis - tugev (eelkõige grupisisese konkurentsi tõttu). Schmalhausen (1968) märgib, et perioodilisi muutusi populatsiooni arvukuses võib vaadata kui kahe liigitekkeks vajaliku protsessi (ühelt poolt muutlikkuse ja kombineerumise, teiselt poolt - tekkinud muutuste kontrolli ja kinnistumise) vaheldumist.

Looduslik valik on seega nähtus, mis pidevalt kujundab ja "vormib" looduslikke populatsioone. Loodusliku valiku toimet populatsioonidele võib iseloomustada kolme sõnaga: elimineerib, stabiliseerib, loob. Peatugem lähemalt neil loodusliku valiku erinevatel külgedel.

Loodusliku valiku elimineeriv osa seisneb teatud genotüüpidega isendite pidevas kõrvaldamises populatsioonist, mis võib viia geneetilise surmani. Sellega väheneb populatsiooni geneetiline mitmekesisus. Kui muteerumise ja rekombinatsiooni tulemused saaksid takistamatult realiseeruda, oleks populatsioonide geneetiline mitmekesisus tegelikult palju suurem. Liigse geneetilise varieeruvuse kõrvaldamine on üheks loodusliku valiku ülesandeks. Rida evolutsioniste (nende seas Weismann, de Vries, Morgani koolkond, preadaptatsionistid) on püüdanud eliminatsiooni loodusliku valiku põhiliseks küljeks.

Kaasaegne darvinism seda seisukohta enam ei jaga. Isendite elimineerimise kõrval looduslik valik ka stabiliseerib olemasolevaid ja loob uusi vorme. Looduslik valik hoiab populatsioonis geneetilist mitmekesisust teatud optimaalsel tasemel ning on sel eesmärgil välja kujundanud mitmeid mutatsioone säilitada aitavaid mehhanisme (polügeenid, heterosügootsus, elutsükli jagunemine haploidseks ja diploidseks faasiks). Loodusliku valiku sellel küljel peatume lähemalt stabiliseerivat valikut käsitlevas osas. Kõige suuremat tähelepanu väärib kahtlemata loodusliku valiku loov iseloom, millel on vaja pikemalt peatuda.

Loodusliku valiku loovat iseloomu on alati eitanud iga-sugused antidarvinistid (neolamarkistid, mutatsioonistid jt.). Looduslik valik kujundab väikestest juhuslikest individuaalsetest pärilikest muutustest kohastumusliku iseloomuga evolutsioonilised muutused - selline on darvinistliku evolutsiooniõpetuse põhiline tees. Evolutsiooniline muutus ei ole organismide pärilike tunnuste järkjärguline adekvaatne muutumine keskkonnatingimuste mõjul, nagu seda väidavad lamarkistid. Evolutsiooniline muutus ei teki ka ühekordse hüppelise muutusena geneetilises süsteemis, nagu arvavad iga laadi saltatsioonistid, vaid kujuneb välja loodusliku valiku pikaajalise loova tegevuse toimetel. Kui mutatsioon oleks koheselt uus aste evolutsioonis, võrduks loodusliku valiku osa sõelaga, mis kõrvaldab ebasobivad ja säilitab sobivad mutandid.

Tegelikult ei piirdu aga loodusliku valiku osa mutantide "sorteerimisega". Loodusliku valiku põhiline osa on sobivate geenikombinatsioonide kujundamine. Selles avaldubki loodusliku valiku loov iseloom. Looduslik valik ei vii ainult genotüübi ühtede komponentide asendumisele teistega, vaid ka nende komponentide integratsioonile ja terviklike geneetiliste süsteemide moodustumisele. Looduslik valik loob uusi geenide kombinatsioone ja muudab sellega süstemaatiliselt populatsioonide geneetilist koostist. Mutatsioonid on ainult toormaterjaliks evolutsioonilistele muutustele. Looduslik valik valib mutatsioone ja rekombinatsioone evolutsiooniliste

muutuste kujundamiseks nii, nagu kunstnik valib värve kunstiteose tegemiseks.

Tuginedes G.Simpsoni (1947) analoogialegi, võib loodusliku valiku loovat osa iseloomustada järgmiselt. Kujutleme, et on suur kogum tähestiku kõikidest tähtedest - geenidest. Ülesandeks on tõmmata sellest kogumist korraga kolm tähte s, a, i, mis moodustaksid sõna "sai", s.o. sobiva genotüübi. Küllalt suure tähtede kogumi puhul kuluks ilmselt päevi, nädalaid ja võib-olla aastaidki, enne kui õnnestuks samaaegselt välja tõmmata kombinatsioon "sai". Kui aga igast väljatõmmatud valest kombinatsioonist võiks vajalikud tähed kogumisse tagasi panna ning mittevajalikud kõrvaldada, suureneks iga järgmise korraga võimalus õigete tähtede väljatõmbamiseks. Teatud aja järel jäävad kogumisse ainult tähed s, a, i. Tõenäoliselt õnnestub aga kombinatsiooni "sai" väljatõmbamine juba varem. Ülesande lahendamine kiireneb veelgi, kui võib paari jätta ja kogumisse tagasi panna kaht soovitatavatest tähtedest, kui need koos ühe ebasoovitava tähega välja tulevad. Lühikese ajaga on kogumis hulk kombinatsioone "sa", "si", "ai", samuti üksikuid puuduvaid tähti s, a, i. Õigete kombinatsioonide väljatõmbamine muutub üsna tõenäoliseks. Niisuguse tehinguga saab korraldamata tähtede kogumist luua sõna "sai".

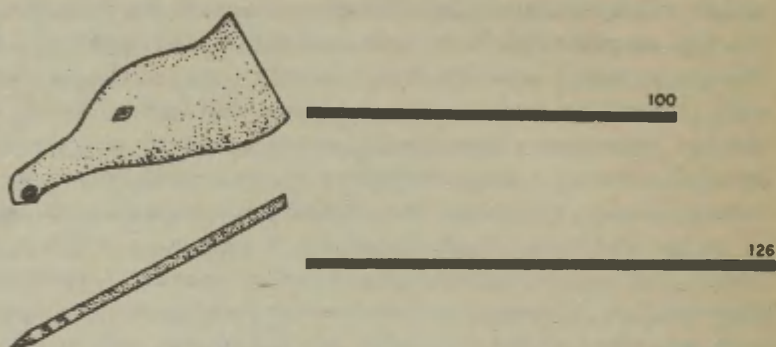
Loodusliku valiku vastased on sageli väitnud, et evolutsioonil ei ole olnud küllalt aega kaasaegsete täiuslike organismide kujundamiseks juhuslike mutatsioonide valiku teel. Tõepoolest, kui valiku osa piirduks vaid mutantide sorteerimisega, oleks raske ette kujutada kõigi kaasaegsete liikide moodustumist mõne miljardi aastaga. Tegelikult ei ole looduslik valik ainult "sõelunud" mutatsioone, vaid loonud nendest sobivaid kombinatsioone. Simpsoni poolt esitatud analoogia selgitab kujukalt, kuidas kiireneb seejuures evolutsiooni tempo. Eriti ilmekalt illustreerib analoogia loodusliku valiku osa polügeensete tunnuste muutumisel evolutsioonis.

I.I. Schmalhauseni (1946) järgi avaldub loodusliku va-

liku loov osa järgmistes nähtustes: 1) evolutsioonimaterjali ümbertöötamises, s. t. tinglikult ja osaliselt kahjulike mutatsioonide kahjutuks tegemises sobivate geenikombinatsioonide valiku teel; 2) tervete populatsioonide ümberkujundamises kõige elujõulisemate vormide säilitamise ja leviku teel; 3) organismide kohastumises mitmesuguste tingimustega, sealhulgas ka teiste organismidega; 4) kõige sobivamate reaktsioonide väljatöötamises väliskeskkonna muutuvate tegurite suhtes (ka adaptiivsete modifikatsioonidena); 5) orgaaniliste vormide mitmekesisuse loomises, eeskätt liigitekke ja tunnuste lahknemise protsessides; 6) evolutsiooniprotsessi kui terviku kulgemine organiseerituse taseme tõusu suunas; 7) organismi osade ja organite vastastikuses kooskõlastamises ja harmooniliseks tervikuks ühendamises, 8) sellise pärilikkuse ja individuaalse arengu aparaadi loomises, mis kõige paremini kindlustab orgaaniliste vormide pidevust paljunemisprotsessides ja arengu progresseeruvat autonoomsust. Tegelikult omandavad organismid kõik uue loodusliku valiku käigus.

Üks põhjusi, miks vahel kaheldakse loodusliku valiku loovas osas, on see, et looduslik valik ei paista olevat küllalt efektiivne. Väidetakse, et adaptatsioonid ei ole küllalt täiuslikud. Näiteks küsitakse, miks ei teki vastavatel loomaliikidel loodusliku valiku mõjul suuremat jooksupiirust, kui see aitaks neil paremini pääseda vaenlase eest; miks ei moodustu veelgi rohkem järglasi jne. Niisuguste küsimuste puhul unustatakse, et fenotüüpidele ei toimi mitte üks, vaid terve hulk loodusliku valiku tegureid, kusjuures need tegurid toimivad sageli üksteisele risti vastu. Fenotüübid kujutavad endast kompromissi kõigi neile mõjuvate valikutegurite toime suhtes. Selle kohta võib tuua mitmeid näiteid. Munade arv lindude pesas on selline, mis kindlustab maksimaalse järglaste arvu. Kui mune moodustuks rohkem, ei suudaks vanemad poegi piisavalt toita ja kokkuvõttes tekiks vähem elujõulisi järglasi. Näljane hõbekajaka poeg ajab oma noka toidu saamiseks laiali, kui ta näeb emalinnu kollast nokka punase laiguga selle tipul. Katsetest ilmneb, et kui noka ase-

mel näidata mingit pikemat ja peenemat, kontrastsemalt värvitud objekti, kutsub see linnupoegadel esile tavalisest tugevama reaktsiooni (joon.8). Kuid nokk, kuigi ta on stiimuliks maksimaalsele toitereaktsioonile, ei ole selles suunas



Joon. 8. Hõbekajaka poegade toitereaktsioon emalinnu nokale (ülemises reas) ja kunstlikule objektile (alumises reas). (Tinbergeni ja Perdecki järgi).

enam edasi arenenud, sest siis ta vähendaks märgatavalt hõbekajaka kui röövlinnu toitumisvõimalusi. Kaks erinevat valikutegurit põrkavad kokku ja kujundavad kompromisliku fenotüübi. Küllalt selgelt ilmneb erinevate valikutegurite kokkupõrkamine ka peremeesorganismi ja parasiidi vahelkordades, näiteks taimede ja paku tekitavate putukate suhetes. Ühelt poolt tegutseb valik vastavate putukate populatsioonis, soodustades neid isendeid, kes indutseerivad küllaldast kaitset pakkuvaid paku oma vastsetele. Viimasest oleneb nende putukate elu või surm ja loodusliku valiku surve on seetõttu tugev. Vastupidiselt toimiva loodusliku vali-

ku surve taimedele on tunduvalt nõrgem, sest mõningate pakkade olemasolu ei häiri kuigi tugevalt nende elutegevust. "Kompromiss" kaldub seega putukate kasuks. Kui parasiidid paljunevad liiga edukalt, kaasneb sellega peremeesorganismi hukkumine ja järelikult - parasiitide endi hukkumine. Seetõttu on evolutsioonis välja kujunenud vastavad mehhanismid parasiitide paljunemise piiramiseks (näit. peremeeste vaheldumine parasiidi elutsükli jooksul). Juhul, kui parasiidid kutsuvad esile oma toitja peatse surma, on ilmselt tegemist noore parasitismiga, kus valik ei ole veel jõudnud välja kujundada sobivat tasakaalu peremehe ja parasiidi suhetes.

Ühe vastuväitena loodusliku valiku loovale iseloomule nimetatakse ka asjaolu, et mitmed keerulised struktuurid on oma evolutsioonilise arengu algstaadiumidel nii väikese valikulise väärtusega (ei anna neid kandvatele isenditele vajalikke eeliseid), et looduslik valik ei saa neid soodustada enne, kui nad on saavutanud juba teatud arenemistaseme. Niisuguste struktuuride areng näib toimuvat esialgu ilma loodusliku valiku mõjuta. Näiteks võib tuua kalade elektrilundid, mis on lihastest välja arenenud ning mis ei saanud sisaldada esialgu sellisel hulgal laengut, et neid oleks võinud kasutada kaitse- või kallaletungivahenditena. Saltationistid (näit. Goldschmidt) arvavad, et niisuguste struktuuride tekkimist põhjustavad suured mutatsioonid, ja lülitavad sellega välja valiku osa arengu (vähemalt esialgse arengu) käigust. Kaasaegne darvinism peab selliste struktuuride tekkimise aluseks funktsioonide vahetumist. Nendel organitel oli algselt teistsugune ülesanne. Kalade elektrilundid tegutsesid tõenäoliselt radarina informatsiooni saamiseks vees olevaist objektidest. Olles radarina evolutsioneerumise tagajärjel saavutanud küllaldase laenguhulga, võisid nad muutuda loodusliku valiku objektiks juba kaitse- ja kallaletungivahenditena. Funktsiooni muutumist võib lugeda oluliseks põhjuseks uute struktuuride tekkimisel, õigemini - struktuuride ümberkujundamisel. Kui võrrelda linde ja

imetajaid nende eelkäijate - roomajatega, paneb imestama, kui vähe on tekkinud täiesti uusi struktuure. Enamik on vana- struktuuride muudendid. Kõigil neil juhtudel arenes struktuur primaarse funktsiooni valiku toimet, kuni muutus küllalt suureks, et omandada sekundaarset lisafunktsiooni. Edasi sai valiku objektiks uus funktsioon, mis kujundas ümber ka struktuuri. Nii on plakoidsoomustest tekkinud hambad. Lülialgsete jäsemed on muutunud suuaparaadi osadeks või kopulatsiooniorganiteks. Funktsioonide muutumine võib toimuda kahel viisil: 1) organil võib algselt olla kaks või enam funktsiooni, 2) kaks erinevat organit võivad täita sama funktsiooni. Kahepaiksete esivanematel - kaladel - olid kahesugused hingamiselundid: lõpused ja primitiivsed kopsud. Algselt lisafunktsiooni täitnud kopsud muutusid hiljem põhiliseks hingamiselundiks. Kseromorfsetel taimedel (kaktustel, agaavidel, aaloedel) on varre- või lehekude omandanud veereservuaari funktsiooni.

Algselt vähemärgatavad ja organismidele indiferentsed struktuurid ja tunnused võisid tekkida ka pleiotroopsete geenide toimet - teiste struktuuride ja tunnuste lisaproduktina.

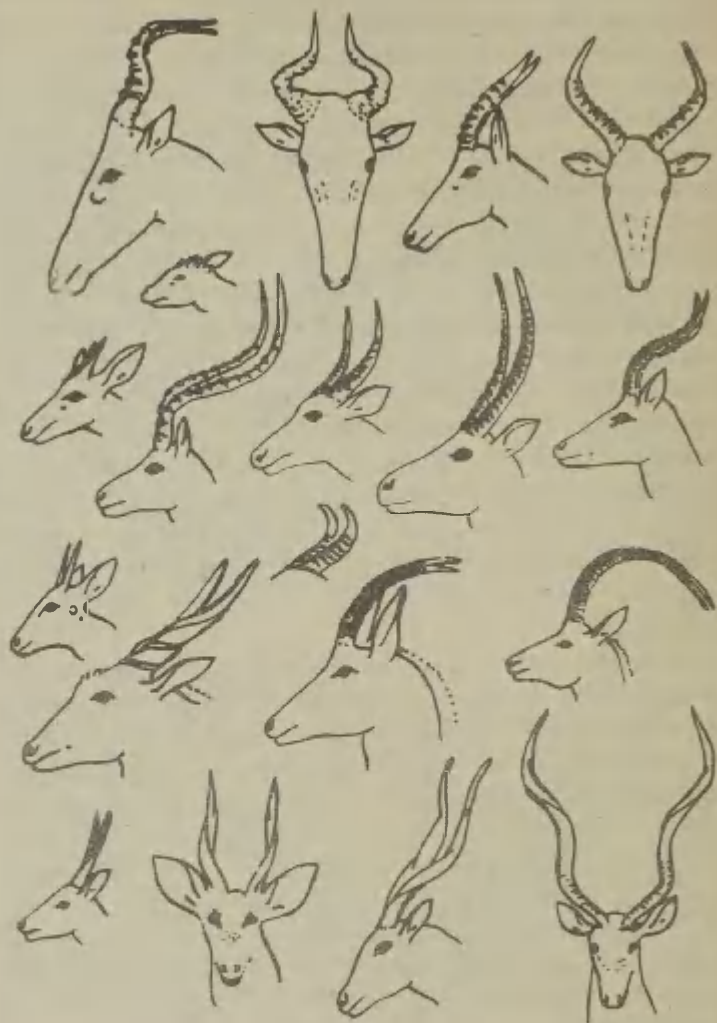
Vahel käsitletakse looduslikku valikut "kõik - või eimidagi- nähtusena" ja arutletakse järgmiselt: üht tüüpi isendid on teistest täiuslikumad ja jäävad ellu, teised tüübid on vähem sobivad ja elimineeritakse populatsioonist. Looduslikule valikule vaadatakse kui absoluutsele ja lõplikule. Niisuguse arusaamise järgi peaksid populatsioonid koosnema ühetaoliselt täiuslikest isenditest. Tegelikult on looduslikud populatsioonid kaugel sellisest olukorrast: kõrvuti kohasemate ja täiuslikumate isenditega esineb populatsioonis alati vähem kohaseid ja ebatäiuslikke isendeid. Siit tehakse jälle järeldus, et looduslik valik ei ole küllalt efektiivne. Taolistes arutlustes ei taheta mõista, et looduslik valik on statistiline nähtus. Juba Darwin märkis, et teatud isenditel on vaid "suuremad võimalused ellujäämiseks". Mitte kõik täiuslikud isendid looduses ei säili ega anna

järglasi. Juhtub sageli, et mõni antud tingimustega üldiselt paremini kohanenud isend ei paljune, mõni suhteliselt vähem täiuslik isend annab aga suurel hulgal järglasi. Heledavärviline isend industriaalse melanismiga ööliblikate populatsioonis võib ellu jääda ja paljuneda tahmase tööstuspiirkonna tumeda tüvevärvusega puudel, kuid tema võimalused selleks on üldiselt väiksemad kui tumedavärvilistel isenditel. Antud tingimustele kohasemate tunnustega isendite säilimise ja paljunemise suurem tõenäosus - selles seisneb loodusliku valiku statistiline iseloom.

Geneetilisest seisukohast võib loodusliku valiku statistilist iseloomu seletada järgmiselt. Enamik selektiivse väärtusega tunnustest determineeritakse polügeenselt. Üsikutute alleelide positiivne või negatiivne efekt sõltub nii välisest kui geneetilisest keskkonnast. Populatsiooni isendid sisaldavad endis nii positiivse kui ka negatiivse toimega pärilikkusetegurite mitmesuguseid kombinatsioone. Ühtedes isendites saavutavad väikese ülekaalu positiivsed alleelid, teistes - negatiivsed. See aga tähendab, et esimeste võimalused ellujäämiseks ja järglaste andmiseks osutuvad suuremaks kui teistel.

Et looduslikul valikul puudub absoluutne ühetähenduslik iseloom, sellest räägib ka erinevate kohastumiste tekkimise võimalus sarnastes tingimustes. Ühetaolistes tingimustes ei teki alati täiesti ühesugused kohastumised. Keskkond ei määra väga täpselt organismidele antud tingimustes vajalikke tunnuseid. Näiteks antiloobiliikide sarved Aafrikas võivad olla väga erinevad (joon. 9), kuid nad kõik täidavad rahuldavalt oma ülesandeid (on kaitsevahendiks röövlomade vastu ja võitlusvahendiks liigisisises konkurents). Kaitseks vaenlaste vastu aitavad mitmesuguseid loomaliike võrdselt hästi nii kiire jooks, kaitsekiip, kaitsevärvus, eemalütõukav maitse või lõhn, samuti emigratsioon vaenlastest vabale alale.

Tingimustes võivad vahel toimuda ühekordsed ootamatud kõikumised, mis põhjustavad "muidu" küllalt hästi kohastunud"

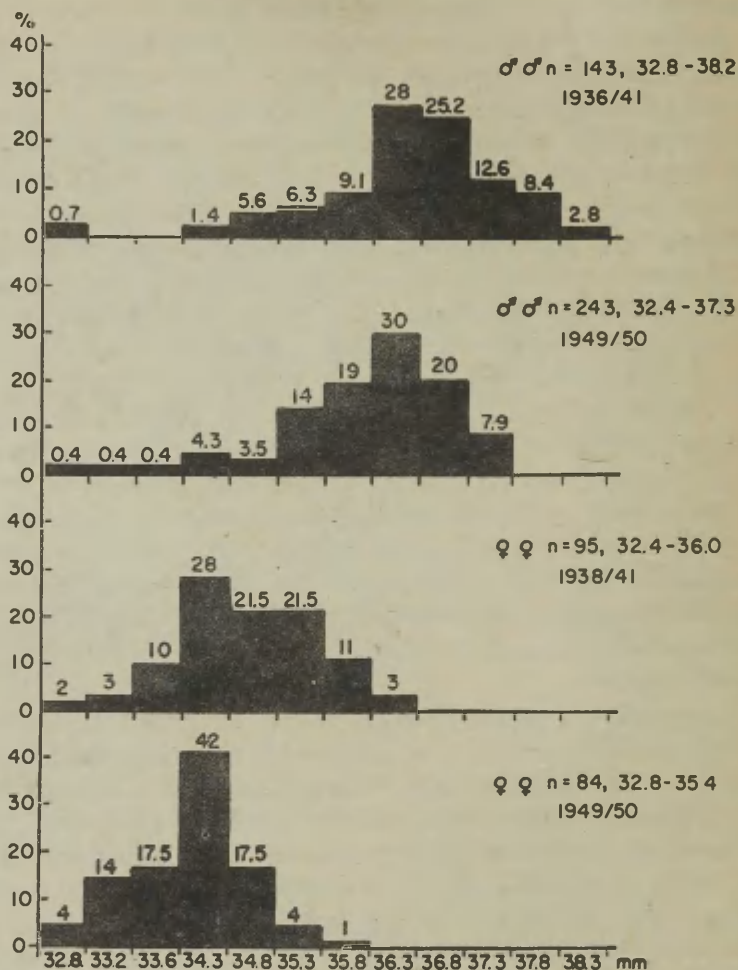


Joon. 9. Antilopide sarved Kongos.
(Schoutedeni järgi).

isendite hukkumise. Erakordselt külma talve järel sureb nälga suur hulk isendeid, kes normaalsetes tingimustes oleksid säilinud. Ka see näitab, et looduslik valik ei ole mingi absoluutne, kindlasuunaline, ühetaolise toimega tegur. Kesk-konnatingimuste juhuslik fluktuueerumine vähendab tunduvalt üldiselt teatud suunas toimiva valiku efektiivsust. Steini andmeil (Mayr, 1968) oli 1946/47. aastal Kesk-Euroopas erakordselt külm talv. Berliini ümbruses külmus maa 111 päevaks, mille tagajärjel suri nälga enamik mutte. Säilisid vaid mõningad väiksema kehakujuga, s. t. väiksema toiduvajadusega isendid. Selle tagajärjel kahanes populatsioonides keha suurus järsult (joon. 10).

Loodusliku valiku iseloomu kõrval on küllaldaselt lahk-arvamusi tekitanud ka valiku toime objekti küsimus. Darwi-i järgi tegutseb looduslik valik indiviidide tasemel, säili-a-des kohasemaid ja elimineerides vähem kohaseid. Weismann rääkis omal ajal looduslikust valikust nii isendi, kudede, rakkude kui ka pärilikkusühikute (nn. determinantide) tase-mel. De Vries pooldas tervete elementaarliikide valikut: ühed mutatsioonide tagajärjel tekkinud liikidest säilivad, teised hukuvad.

Erinevaid arvamusi kohtame selles küsimuses ka kaas-aegses evolutsioonialases kirjanduses. Nimetagem mõningaid neist. A.E. Emersoni (1960) sõnade järgi toimib looduslik va-lik igasugusel integratsioonistmel, alates geenidest ja polügeenselt determineeritud tunnustest ning lõpetades in-diviidide, populatsioonide ja tervete liikidevaheliste koos-lustega. A.H. Sturtevant (1961) tunnistab loodusliku valiku toimet vähemalt kolmel tasemel: indiviididele, kolooniatele ja lokaalpopulatsioonidele. Sipelgate, termiitide, mesilas-te jt. ühiseluliste putukate kolooniates on loodusliku vali-ku tulemusena välja kujunenud tööjaotus, mis tagab koloonia-le tervikuna suurema järglaskonna, kuigi üksiku töölisisendi seisukohalt ei ole steriilsus talle kasulik. Loodusliku vali-ku toimest populatsioonidele räägivad mitmesugused populat-sioonidele kui tervikutele omased regulatsioonimehhanismid.



Joon. 10. Kolju pikkus muti (*Talpa europaea*) täiskasvanud isas- ja emasloomadel enne (1938-1941) ja pärast (1949-1950) katastroofilist talve. Ordinaatteljel - koljude hulk %-des. (Steini järgi.)

Näiteks allub sellisele regulatsioonile täiskasvanud isendite arv populatsioonides. R.L. Snyder'i (1961) andmeil võeti vaatluse alla ümisejaliigi (Marmota monax) kaks enam-vähem võrdset populatsiooni. Kahe aasta kestel eraldati ühest populatsioonist enam kui 500 isendit. Mõlema populatsiooni täiskasvanud isendite asustustihedus jäi aga ühesuguseks, selles ei täheldatud märgatavaid erinevusi. Kõrvaldatud isendid kompenseeriti: 1) suurema sündimusega, 2) suurema arvu noorte indiviidide jõudmisega täisikka, 3) noorte loomade liikumisega väljastpoolt populatsiooni. Viimane toimus muidugi juhuslikult. Noored loomad jäid populatsiooni lihtsalt sellepärast, et tihedus oli madal. Vastasel korral oleksid nad tagasi tõrjutud. Nimetatud katsest võib teha järelduse, et loomade sündimus, suremus ja liikuvus muutuvad sõltuvalt populatsiooni asustustihedusest. Regulatsiooni teostavad vastavad füsioloogilised (eeskätt endokrinoloogilised) mehhanismid. Evolutsioonis valitakse selliseid organismide gruppe, mis suudavad paljunemise, suremuse ja liikumise reguleerimisega vastata muutustele populatsiooni tiheduses.

Populatsiooni iseloomustab sugupoolte teatud vahekord. Tavaliselt tasakaalustab sugupoolte vahekorra populatsioonis (50 : 50) looduslik valik. Mõningatel juhtudel esineb sellest aga märgatavaid kõrvalekaldeid. Võib arvata, et sugupoolte vahekorra määramiseks populatsioonides on välja kujunenud vastavad mehhanismid. Kõdukärbsel tuntakse kaht sedalaadi tegurit (Mayr, 1963). Ühel juhul hävitab emasloomade nakatamine spiroheetide poolt kõik munad, mis on viljastatud y-kromosoomi kandva spermaga ning seetõttu säilivad ainult emased järglased. Kõdukärbseliigil Drosophila pseudoobscura põhjustab sooliiteline geneetiline tegur y-kromosoomide eliminatsiooni ja x-kromosoomi lisajagunemise spermatogeneesis. Sellised isasloomad tekitavad ainult x-kromosoomidega gameete ja viljastumisel moodustuvad jälle ainult emased isendid.

Et looduslik valik toimib populatsioonidele, sellest räägivad ka niisugused kohastumised, mis on kasulikud vastavatele isendite gruppidele, kuid kahjulikud üksikutele

isenditele (näit. häiresignaaliid lindudel, samuti tähelepanu endaletõmbamine emaslindudel vaenlase lähenemise korral pesale jne.).

Populatsioonide kõrval on looduslik valik välja kujundanud väga kompleksseid ökoloogilisi ühikuid mitmesuguste koosluste näol, mida iseloomustavad kindlad suhted nendes kuuluvate organismide vahel. Energiavahetuse suhete alusel eristatakse sellistes kooslustes primaarseid produktse (rohelist taimed), primaarseid tarbijaid (herbivoorid), sekundaarseid tarbijaid (karnivoorid) ja lagundajaid (mikroorganismid). Valiku toimet hulgaliigiliste ökosüsteemide tasemel pooldab teiste seas ka M.I. Dunbar (1960). Selle tõendiks toob ta asjaolu, et troopiliste alade floorat ja faunat iseloomustab palju suurem stabiilsus kui mõõduka kliimaga taimestikku ja loomastikku. Ökosüsteemid võivad tervikuna evolutsioneeruda, mille tagajärjel kujunevad neil välja vastavad regulatsioonimehhanismid. Püsivad, vähem "kõikuvat" süsteemi võib lugeda "ideaalseks". See on pikaajalise evolutsiooni tulemus. Kuid teiselt poolt ähvardab stabiilset süsteemi hädaoht äkiliste muutuste korral. Võib arvata, et põnjapoolsete laiuskraadide muutuv keskkond seab oma ökosüsteemidele üsna täpsed stabiliseerumise piirid.

Indiviidi tasemel põhjustab vaidlust küsimus, kas valik toimib genotüübile või fenotüübile. Enamik autoreid ühtib siin W. Mayr'i seisukohaga, et valikule ei allu "paljad geenid", vaid fenotüübid. Fenotüübi edukus sõltub omakorda muidu vastavate geenide sobivusest antud populatsiooni genofonist. Kui aga genotüüpide erinevused fenotüübis ei avaldu, jäävad nad ligipääsmatuks loodusliku valiku toimele. Seega valitakse genotüüpide alusel, kuid fenotüüpide kaudu.

Fenotüüpide määravast osast valikus tuleneb ontogeneetilise arengu protsesside suur tähtsus evolutsioonis. Eristatav tähelepanu on sellele nähtusele omistanud Waddington ja Schmalhausen. Kõik täiustused "epigenotüübis", mis tasakaalustavad ontogeneetilist arengut keskkonna kõikumiste või ainevahetuse vigade suhtes, suurendavad vastavate isendite edukust olelusvõitluses.

Lahkarvamused loodusliku valiku toime objekti taseme suhtes seletuvad osaliselt asjaoluga, et ei tehta täpset vahet selle probleemi kahel erineval aspektil: 1) objekt, millele valik toimib selle sõna otseses mõttes ehk valikuühik, 2) valiku tulemuste väljakujunemise substraat ehk evolutsiooniliste muutuste ühik.

Valiku toimeobjektiks ehk -ühikuks on kahtlemata indiviidid, täpsemalt - fenotüübid. See tähendab, et eelistatuks või elimineerituks osutuvad enamasti üksikud isendid, mitte organismide rühmitused (populatsioonid, liigid jne.). Kuigi evolutsioonis esineb vahel tervete rühmade väljasuremist, toimub see tavaliselt üksikisendite järkjärgulise elimineerimise tagajärjel. Nii surid välja hiidroomajad kesk-aegkonna lõpul. Pleistotseenis surid oma kodumaal, s. o. Lõuna-Ameerikas, välja hobused (kas kliimamuutuste, haiguste, inimese vahelesegamise või mõne muu teguri toimele, see on veel teadmata). Suuremate rühmituste juhuslikku massilist hukkumist (näiteks loodusõnnetuste tagajärjel) ei saa lugeda looduslikuks valikuks, sest sellega ei kaasne evolutsioonilisi muutusi.

Evolutsioonilise muutuse aluseks on mutatsioonide rekombineerumine ja sobivate rekombinatsioonide levik, mis saab toimuda vaid mingis organismide rühmituses, mitte üksikus isendis. Loodusliku valiku tulemused - evolutsioonilised muutused - kujunevad välja organismide rühmitustes (populatsioonides, liikides jne.). Indiviidid ei evolutsioneeru. Evolutsiooni põhiliseks ühikuks on populatsioon.

2. Loodusliku valiku vormid.

Loodusliku valiku vormide eristamisel peetakse silmas valiku põhilisi külgi - eliminatsiooni, stabiliseerimist, loomist - ja nendevahelisi suhteid konkreetsetes tingimustes.

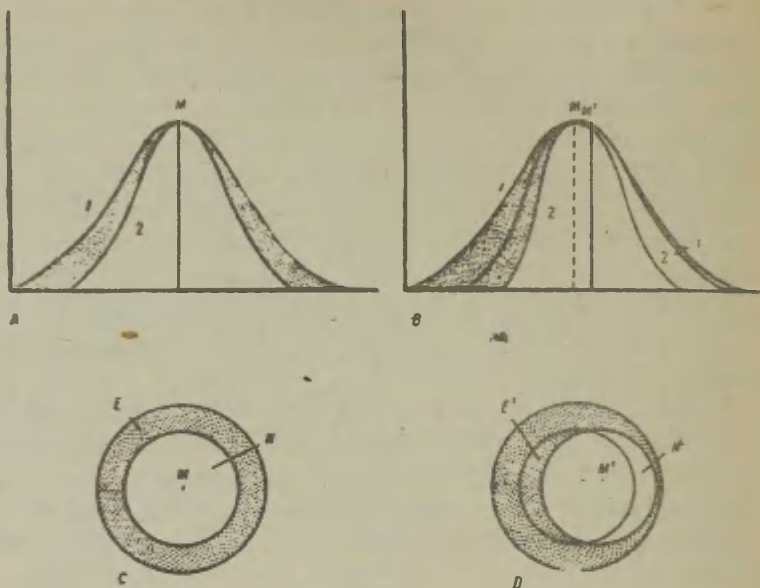
Suur osa kaasaegseid evolutsioniste (Simpson, Mayr, Ross jt.) eraldab looduslikus valikus kahte põhilist vormi ehk suunda: olemasolevate fenotüüpide stabiliseerimine või muutmine. Simpson nimetab neid suundi vastavalt tsentripetaalseks ja tsentrifugaalseks. Püsivates tingimustes soodustab (stabiliseerib) valik keskmist, kui aga valikutegurite suund muutub, toimub muutus ka populatsiooni keskmistes näitajates. Oma keskkonnaga hästi kohastunud populatsioon on tõenäoline, et mutatsioonid tekitavad vähem kohaseid fenotüüpe. Valik kõrvaldab mutandid ja taastab populatsiooni esialgse geneetilise koostise (stabiliseerib olemasolevaid fenotüüpe). Eriti ilmekalt demonstreerivad stabiliseeriva valiku toimet pikka aega muutumatuteks püsinud liigid, nende seas sellised hästi tuntud "elusad fossiilid" nagu hõlmikpuu (Ginkgo) ja latimeeria. Nii suguse valiku produktiks võib lugeda ka virgiinia opossumit, kes silmatorkavalt sarnaneb oma kriidiaegse eellasega. Kaasaegsed austrid näevad välja nagu nende eellased 200 miljonit aastat tagasi. Isegi sellised kõrgelt arenenud organismid nagu sipelgad ei ole viimase 50 miljoni aasta jooksul oluliselt muutunud. Kui organism satub uude keskkonda, võivad mõned mutatsioonid tekitada tunnuseid, mis endistest paremini kohastavad organisme selle keskkonnaga. Näiteks kui hobuse eellased läksid mahlaste taimelahtede söömiselt üle kareda stepiheiniaga toitumisele (seoses kliima ja taimestiku muutumisega), osutusid eelistatuks hari-köbruliste hammastega isendid, mis tõi kaasa hammaste kuju muutumise hobuse eellaste populatsioonides.

Kui teatav valiku suund kestab pikemat aega, toimub ka vastavate tunnuste järkjärguline muutumine (täiuslikum kohastumine) kord alanud suunas. Sarnastes keskkonnatingimustes võib selline valik viia mittesugulaslike liikide paralleelsele evolutsioonile. Näiteks redutseeruvad või puuduvad täielikult silmad kõikidel koopaloomadel (nii kaladel, kahepaiksetel, vähilaadsetel kui ka putukatel). Maasse kaevuval vormidel (mutil, kuldmutil, kukkurmutil) arenevad kaevumiseks sobivad jäsemed. Kõigil suurematel veeloomadel arenevad süstjad kehad ja mõlajad jäsemed. Kõrbetaimedel moodustuvad astlad, kujunevad paksud ja kuivusele suhteliselt vastupidavad lehed.

Loodusliku valiku vormide küsimuse on põhjalikumalt läbi töötanud I.I. Schmalhausen (1940, 1968). Ka Schmalhausen eristab kaht loodusliku valiku vormi, nimetades neid vastavalt suunavaks ehk otseseks valikuks ja stabiliseerivaks valikuks. Skemaatiliselt kujutab nende valikuvormide toimet joon. 11.

Suunava valiku puhul osutuvad populatsioonis eelistatuks teatud kõrvalekalded normaalsetest, keskmistest fenotüüpidest. Suunav valik viib vana "normi"¹ osalisele elimineerimisele ja uue "normi" tekkimisele. Populatsiooni fenotüüpide keskmine norm liigub mingis suunas. Sellest siis ka valiku vormi nimetus - suunav. Suunava valiku toob tavaliselt kaasa elutingimuste kindlasuunaline muutumine (kas olemasoleva keskkonna muutumise või uude keskkonda liikumise tagajärjel). Tingimuste muutumisega kaasneb esialgu üsna kiire nihe populatsiooni normis - olemasolevate, kuid seni varjatud mutatsioonide arvel, mis avalduvad ja saavutavad eelise senise normi ees. Järgmine aste suunava valiku käigus toimub juba tunduvalt aeglasemalt: norm nihkub üle seniste (s. t. populatsioonis potentsiaalselt olemasolevate) variantide piiri ja selleks on vaja uusi mutatsioone.

¹ "Normi" all mõistab Schmalhausen kõigi isendite summat, kes konkreetsetes tingimustes ellu jäävad ja järglasi annavad.



Joon. 11. Loodusliku valiku vormid.
 A, C - stabiliseeriv valik; B, D - suunav valik.
 1 - kõigi isendite variatsioonikõver; 2 - ellujäävate ja järglasi andvate isendite (normi) variatsioonikõver; M - keskmine norm; M' - uus keskmine norm; N - "normaalsed" isendid; E, E' - elimineeritavad isendid. (Schmalhauseni järgi.)

Suunava valiku näiteks võib tuua industriaalse melanismi. Möödunud 120 aasta jooksul ilmusid Euroopa ja Põhja-Ameerika teatud alade õõliblikate seas tumeda kaitseväärvusega vormid ja muutusid heledatega võrreldes domineerivaks. Näiteks Manchesteris moodustasid kase-kedrikvaksiku (*Biston betularia*) tumedad isendid 1848. a. maksimaalselt 1 % kogu populatsioonist. 1898. aastal moodustasid tumedad juba 99 % populatsioonist. Melanismi levik seostub tööstuslike piirkondadega, kus tahm hävitab puudel samblikud. Tahmunud, samblikuteta puutüved on tumedad, heledad liblikad paistavad sellisel foonil hästi välja ja

neid hävitavad vaenlased suuremal hulgal kui tumedaid liblikaid.

Linapõldudel kasvab umbrohuena linatuder (Camelina sativa subsp. linicola), mis erineb põldtuderast mitmete tunnuste poolest: sõlmevahed on pikemad, seemned ja kõdrad suuremad, kõdrad avanevad raskelt (ei vallandu juhuslikult, vaid alles lina koristamisel ja peksmisel). Umbrohu seemned sarnanevad lina omadega, mistõttu on neid raske ka tuulutamisel eraldada. Selle tagajärjel satuivad umbrohu seemned linaseemnete hulka ja need külvatakse koos viimastega maha. Nimetatud umbrohu evolutsioonis on valik pidevalt soodustanud tunnuseid, mis suurendavad sarnasust linaga.

Suunava valiku näiteks on ka antibiootikumide ja insektitsiidide suhtes resistentsete mikroorganismide ja putukate kujunemine. Algselt harvad mutandid (resistentsete isendid) muutuvad valikuobjektiks ja levivad kiiresti populatsioonis. Kiire põlvkondade vaheldus soodustab vastava evolutsioonilise muutuse väljakujunemist.

Stabiliseeriv valik soodustab keskmist, normaalset fenotüüpi; kõrvalekalded elimineeritakse. Stabiliseeriv valik toimib suhteliselt püsivates välistingimustes. Kui teatud liik on kohastunud selle tema jaoks "normaalse" keskkonnaga, alluvad üksikute indiviidide fenotüübid vaid juhuslikele muutustele. Keskmise fenotüüp püsib. Fenotüübilise efektiga mutatsioonidel ei ole eeliseid ja nad kõrvaldatakse valiku poolt. Stabiliseerival valikul on seega konservatiivne tähendus. Võiks arvata, et niisugune valik viib muutumatu ja stabiilse populatsiooni tekkele. Tegelikult ei ole see nii. Säilivad just labiilsed organismid. Valiku tulemusel kujunevad organismides regulatsioonimehhanismid, mis kaitsevad normaalset morfogeneesi nii väliskeskkonna kui ka sisekeskkonna kõikumiste eest. Tekivad modifikaatorgeenide süsteemid, mis reguleerivad teiste geenide toimet. Viimane on eriti oluline muuteerunud geenide puhul. Selliste regulatsioonimehhanismi-

de varjus võivad aga säilida teatud kõrvalekalded. Normaalse fenotüübi varjus võivad koguneda mitmesugused mutatsioonid, mis väliselt ei avaldu. Selle tagajärjel toimub genotüübi pidev ümberkorraldumine ilma vastavate muutusteta fenotüübis. Sobivate geenikombinatsioonide (eeskätt modifikaatorgeenide) valiku teel muudetakse algselt kahjulikud mutatsioonid kahjutuks. Stabiliseeriv valik viib väliselt püsivate, kuid seesmiselt labiilsete isendite moodustumisele, kes suhteliselt vähe sõltuvad keskkonna juhuslikest kõrvalekalletest. Stabiliseeriv valik säilitab populatsiooni geneetilist mitmekesisust ja suurendab ontogeneetilist homöostaasi. See valik ei ole suunatud optimaalse genotüübi, vaid optimaalse genofondi säilitamisele. Kujunevad maksimaalselt plastilised populatsioonid.

Keskliste fenotüüpide säilimist stabiliseerivas valikus seletatakse kaasajal nende heterosügootse olemusega (Haldane, Lerner jt.). Heterosügootsed organismid sõltuvad vähem keskkonna mõjustustest. Äärmised vormid populatsioonis osutuvad sageli homosügootideks, millega seletub nende väiksem elulisus ja allajäämine loodusliku valiku protsessis.

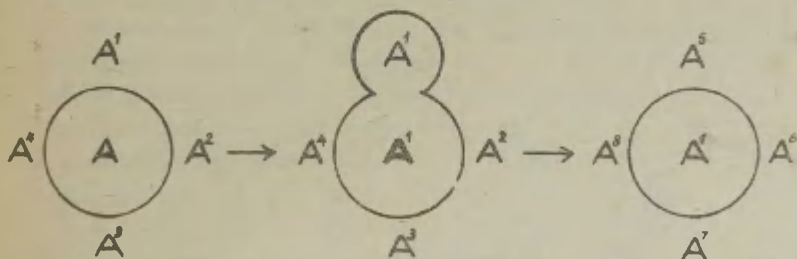
Stabiliseeriva valiku näiteks võib tuua H.C. Bumpus'e katse 1898. a. Inglismaal. Talvel, pärast tugevat lumetormi ja sadu, korjas teadlane tänavalt üles 136 külmunud varblast ja tõi oma laboratooriumi Browni ülikoolis. Nendest 72 jäi ellu ja 64 suri. Bumpus mõõtis kõikidel lindudel keha pikkuse, tiibade ulatuse, pea, kaela ja mitmesuguste luude pikkuse; määras kehakaalu. Mõõtmised näitasid, et ellujäänud lindude mõõtmed olid keskmistele näitajatele lähedasemad kui surnud lindude omad. Suremus osutus suuremaks ekstreemsete vormide seas.

Konkreetses evolutsiooni tingimustes ei saa lahutada stabiliseeriva ja suunava valiku toimet. Ühelt poolt toimub antud tingimustes positiivse tähenduse omandanud tunnuste stabiliseerimine, teiselt poolt kutsuvad teatavate tingimuste pidevad muutused esile tunnuste järkjärgulise muutumise. Suunava ja stabiliseeriva valiku koostoimest looduslikes popu-

latsioonides räägivad ilmekalt K. Paaveri (Паавер, 1965) uurimused Eesti territooriumil 3000 - 2000 a. e.m.a. elanud põtrade hammaste kohta.

Kui keskkonnas toimub mingi teravam muutus, reageerivad organismid sellele kõigepealt muutustega fenotüübis - tekivad adaptiivsed modifikatsioonid. Samas ilmneb ka eelmistes tingimustes tekkinud ja keskmise fenotüübi varjus säilinud mutatsioonide osa. Avalduvad ja omandavad selektiivse väärtuse need mutatsioonid, mille väline efekt ühtib uutes tingimustes tekkinud modifikatsioonide omaga. Tulemuseks on vastava populatsiooni isendite kiire muutumine, kusjuures genotüübis esialgu olulisi muutusi ei toimu. Järgneva pideva stabiliseeriva valiku tulemusena kujuneb välja uus pärilik norm, mille fenotüüp meenutab algselt tekkinud modifikatsioone. Valiku käigus asenduvad modifikatsioonidega isendid mutantsete isenditega või nagu Schmalhausen ütleb, toimub väliste faktorite asendumine sisemistega. Modifitseerunud fenotüüp kujutab endast antud juhul evolutsiooni suuna indikaatorit. Ühtlasi ilmneb modifikatsioonide osatähtsus evolutsioonis: nad võimaldavad suurendada liigi isendite arvukust, laiendada levikuareaali, vähendada eliminatsiooni ja koguneda vajalikel mutatsioonidel.

Stabiliseeriva ja dünaamilise valiku seose selgitamiseks toob Schmalhausen (1940) joonisel 12 kujutatud skeemi.



Joon. 12. Geograafiliste vormide võimalik tekkeviis hiirtel. (Schmalhauseni järgi.)

Genotüüp A tekitab rea antud tingimustes mitteadaptiivseid mutatsioone A^1 , A^2 , A^3 , A^4 , mis pidevalt elimineeritakse populatsioonist. Uutes tingimustes moodustab genotüüp A adaptiivse modifikatsiooni A^1 . Samaaegselt omandab valikulise väärtuse mutatsioon A^1 , mis kujutab modifikatsiooni A^1 genokoopiat. Adaptiivse fenotüübi A^1 kaitse all koguneb populatsioonis pidevalt genotüüp A^1 ning surub välja genotüübi A ilma nähtava muutuseta isendite fenotüübis.

Esitatud skeemi alusel toimub näiteks geograafiliste vormide tekkimine hiirtel. Laboratoorsetest katsetest on teada, et kõrgemas temperatuuris kujunevad pikemate kõrvade ja sabadega hiired. See modifikatsioon on adaptiivne, sest näriliste saba ja kõrvad etendavad olulist osa termoregulatsioonis. Pikemate kõrvade ja sabade puhul suureneb soojuse äraandmine. Oletame, et mingi rühm põhjapoolseid hiiri asustus soojema kliimaga alale. Juba esimeses põlvkonnas modifitseeruvad sabad ja kõrvad pikemaks. Sellele lisaks algab uutes kliimatingimustes vastavate (s. o. pikasabalisuse ja pikakõrvalisuse) mutatsioonide kogunemine. Sellised mutatsioonid tekkisid ka põhjapoolses piirkonnas, kuid need kõrvaldati valiku poolt kui kahjulikud kõrvalekalded. Uutes tingimustes osutub kahjulikuks lühisabalisus ja see vorm allub pidevale eliminatsioonile. Väliselt ühe- või kahepikakõrvalise ja pikasabalise fenotüübi varjus kujuneb esialgu heterogeenne populatsioon, mis sisaldab nii pikasabalisuse modifikatsioonidega kui ka pikasabalisuse mutatsioonidega isendeid. Vastava fenotüübi modifikatsioonilised ja mutatsioonilised vormid erinevad oma püsivuse ja vastupidavuse poolest. Modifikatsioonilise vormi olemasolu sõltub, mutantse vormi olemasolu aga ei sõltu juhuslikest kõikumistest keskkonna temperatuuris. Seetõttu osutub elimineeritavate isendite hulk modifikatsioonilise vormi osas pidevalt suuremaks kui mutantsete isendite seas. Tulemuseks ongi modifikatsioonilise vormi järkjärguline asendamine mutantse vormi poolt.

Esimesel pilgul paistab, nagu ei saaks sel viisil mi-

dagi uut tekkida: oli ju võimalus vastavaks adaptiivseks modifikatsiooniks tekkinud juba varasema arengu käigus. Kuid genotüüp osutub siiski uueks. Ühelt poolt kaotab genotüüp mõningad reaktsioonid (antud juhul lühisabalisuse), teiselt poolt muutub üldise reageerimismisnormi konkreetne avaldumisvorm (tekivad uued adaptiivsed modifikatsioonid).

Eespool toodust järeldub, et mitte genotüübi muutused ei määra evolutsiooni käiku, vaid organismide eelnev evolutsioon (täpsemalt, valiku surve) määrab genotüüpide muutumise. Suhteliselt muutumatute keskkonnatingimustega hästi kohastunud populatsioon ei muutu, vaatamata pidevatele muutustele tema üksikute isendite genotüübis (mutatsioonide kogunemine ja neutraliseerimine teiste geenide poolt). Keskkonnatingimuste muutumisel muutub populatsioon aga kiiresti, vaatamata uute mutatsioonide puudumisele. Valiku toime avalduvad varem varjatud mutatsioonid, levivad populatsioonis ja tekitavad märgatava evolutsioonilise muutuse.

Stabiliseeriva valiku mõtte kuulub zoopsühholoogidele Lloyd Morganile ja D. Baldwinile, kes püüdsid seletada instinktide teket individuaalselt omandatud harjumuste baasil. Individuaalselt omandatud tunnuste asendumist vastavate pärilike tunnustega nimetataksegi sageli "Baldwini efektiks". L. Morgan, Baldwin ja samuti paleontoloog Osborn nägid selles teed neolamarkismi ja neodarvinismi vahelise dilemma lahendamiseks. Baldwin ise nimetas nähtust "orgaaniliseks valikuks".

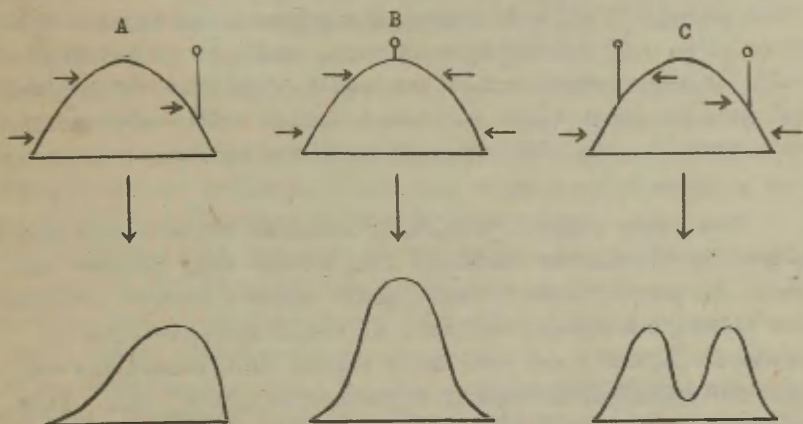
Stabiliseeriva valiku põhimõttele on väga lähedane Waddingtoni poolt kirjeldatud "geneetiline assimilatsioon". Geneetilise assimilatsiooni selgitamiseks esitame ühe Waddingtoni vastavatest katsetest (1953). Puuviljakärbsel laboratoorse populatsiooni ühte tüve mõjustati nukkumise staadiumis kõrge temperatuuriga. Osal mõjustatud nukkudest arenenud täiskasvanud isenditel tekkisid modifikatsioonilised muutused tiivasoonestuses (nn. cross-veinless-fenotüüp). Viimaseid kasutati vanematena järgmise põlvkonna saamiseks ja selle nukke mõjustati uuesti temperatuuriliskiga. Tempe-

ratuuriga mõjustamist ja valikut tehti 24 põlvkonna jooksul. Paralleelse liinina valiti muutumata (normaalseid) isendeid. Katse lõpuks ilmsid erinevused nii mõlema valitud liini lähte- ja lõpp-põlvkonna vahel kui ka mõlema liini enda vahel. Muutunud tiivasoonestuse alusel valitud isendite liinis tõusis modifikatsioonide protsent 34-lt 97-le, stabiilse fenotüübiga liinis ulatus modifikatsioonide protsent viimases põlvkonnas 14-ni. Mõned modifikatsiooni suunas valitud liini isenditest tekitasid cross-veinless-tiibu isegi normaalses temperatuuris. Tähendab, modifikatsioon oli muutunud pärilikuks, või nagu Waddington ütleb - modifitseerunud tunnuse "assimileeriti" genotüübi poolt. Esimesel momendil tundub, et tegemist on omandatud tunnuse pärilikkusega. Tegelikult toimus aga valiku kestel modifikatsioonide asendumine vastavate mutatsioonidega. Looduslikes populatsioonides tuntakse cross-veinless-mutatsioone. Antud katses kujundas valik genotüübi, mis modifitseerib ontogeneesi samal viisil, nagu seda esialgu tegi keskkonna surve.

Lisaks dünaamilisele ja stabiliseerivale valikule eristavad mitmed autorid (Lerner, Mather, Thoday, Ehrlich ja Holm jt.) veel kolmanda valikuvormi - lõhestava valiku (disruptive selection). Viimast võiks nimetada ka divergentseks valikuks (Darwini divergentsiprintsiibi järgi). Lõhestava valiku olemusest ning selle iseärasustest, võrreldes stabiliseeriva ja suunava valikuga, annab ettekujutuse K. Mather' (1961) skeem (joon. 13). Nagu näha, soodustatakse lõhestava valiku puhul äärmuslikke vorme populatsioonis. Sellise valiku tulemuseks on populatsioonisisene polümorfism. Ehrlich ja Holm (1966) toovad lõhestava valiku näiteks ühe Aafrikas elutseva pääsusabaliigi (*Papilio dardanus*). Selle liblika emasloomade seas leidub rida erinevaid mimikri-vorme, kes sarnanevad sama piirkonna mitesöödavate liblikate erinevate liikidega.

Wettsteini andmeil õitsevad inimese poolt kasutamata niitudel emajuure ja mõnede teiste liikide taimed kogu suve jooksul (Шмальгаузен, 1946). Niitmisele alluvatel lüh-

tadel kujuneb sesoonne dimorfism: kevadine vorm, mis õitseb ja kannab vilja kuni niitmiseni ja sügisene vorm, mis õitseb pärast niitmist. Niitmise (mis antud juhul on valiku teguriks) elimineeritakse normaalselt suvel õitsenud vormid.



Joon. 13. Loodusliku valiku vormid.

A - suunav valik, B - stabiliseeriv valik, C - lõhestav valik.

Ülemises reas: fenotüüpide jaotus populatsioonis (nooled näitavad valikutegurite suunda; O - optimaalne fenotüüp); alumises reas: valiku tagajärjel toimunud muutused fenotüüpide sageduses. (Mather' järgi.)

L. Whyte (1965) eristab välist ehk darvinlikku adaptiivset valikut ja sisemist valikut. Väline valik kujutab endast statistilist nähtust indiviidide ja populatsioonide tasemel, kusjuures määravaks osutub nende sobivus antud keskkonnaga. Sisemine valik tähendab evolutsiooniliste muutuste suundade piiramist isendite sisemise organisatsiooni tegurite poolt, kujutades endast harilikult "kõik-või-eimidagi" protsessi. Sisemises valikus osutub määravaks organismi osade vastastikune sobivus ja koordinatsioon. Märkimist väärib asjaolu, et Whyte loeb sisemist valikut evolutsiooni juhti-

vaks teuriks darvinliku välise valiku kõrval. Erilist osa etendab sisemine valik suurte evolutsiooniliste muutuste perioodidel ja uute, konkurentidest vabade ökoloogiliste nišside asustamisel mingite populatsioonide poolt. Kui mutant-sed genotüübid ei läbi eiukalt sisemist valikut, põhjustavad nad vastavate isendite hukkumise enne suguküpsust, tekitavad steriilsust või alluvad sisemisele muutumisele tagasimutatsiooni ja nn. "reformatsiooni" teel, mis siis võimaldavad neil läbida sisemise valiku kontrolli. Sisemise valiku läbinud genotüüpidest allub osa edasi välise valiku statistilisele toimele, osa jääb välisest valikust täiesti puutumata.

Nagu juba eespool märgitud, kannavad Whyte'i järeldused küllaltki vaieldavat iseloomu ning ei ole veel põhjust uusi suuri üldistusi teha. Teiselt poolt annavad Whyte'i seisukohad siiski tunnistust sellest, et evolutsiooniteooria on jõudnud ajajärku, mil hakatakse otsima uusi võimalikke tegureid evolutsioonimehhanismi täpsemaks selgitamiseks. Neid tegureid otsitakse eelkõige organismide ontogeneetilise arengust ja sisemisest organiseeritusest. Whyte toob teravalt esile mõtte, mis suurema või väiksema selgusega on peegeldunud juba mitmete teadlaste (nende seas Schmalhausen ja Waddington) töödes.

3. Looduslik valik ja olelusvõitlus.

Schmalhausen nimetab olelusvõitlust Darwini loodusliku valiku teooria aluseks. Darwini järgi on olelusvõitlus universaalne nähtus, mis tuleneb organismide piiramatust püüdest paljuneda. Organismide võimeid piiramatuks paljunemiseks tundsid loodusteadlased juba enne Darwinit, kuid keegi ei mõistnud selle olemust. Juba Linné märkis, et üks lihakarbes võib oma järglastega mõne päeva jooksul luudeni hävitada hobuse või lõvi laiba. 19. sajandi algul väitis Eh-

renberg, et üks ränivetikas võib 8 päevaga anda massi, mis võrdub Maa mahuga. Ka sellise aeglaselt sigiva organismi nagu kaasaegse elevandi üks paar annaks Darwini arvestuse järgi sobivates tingimustes 750 aasta järel 19 miljonit järglast.

Tegelikkuses organismide potentsiaalne sigimisvõime ei realiseeru. Mitmesugused keskkonnatingimused avaldavad siin piiravat vastumõju, mistõttu iga liigi või populatsiooni isendite tegelik paljunemine surutakse teatud kindlatesse, antud tingimustele vastavatesse raamidesse. Suur hulk looteid ja noori isendeid hukkab ilma kasvama hakkamata ja uusi järglasi andmata. Seetõttu säilitavad täiskasvanud isendite populatsioonid kõikides piirkondades enam-vähem püsiva arvukuse. Kujuneb välja omamoodi liikuv tasakaal: sündivate isendite hulk võrdub mitmesuguste tingimuste hävitava ja piirava toime tõttu populatsioonist kõrvaldatud isendite hulgaga. Mis tahes populatsiooni isendite keskmise arvukuse suurenemine tugevdab konkurentsi, halvendab elutingimusi, alandab viljakust, soodustab nakkushaiguste levikut, parandab vaenlaste elutingimusi ja tõstab suremust. Isendite arvukuse vähenemine omakorda nõrgendab konkurentsi, parandab elutingimusi, tõstab viljakust ja järelikult - suurendab populatsiooni arvukust.

Liigi isendite sõltuvust nende ellujäämist ja paljunemist takistavatest teguritest nimetaski Darwin olelusvõitluseks. Olelusvõitlus ei ole seejuures ainuüksi passiivne "sõltuvus", organismid avaldavad mitmesugust aktiivsust enda ja järglaste elu kindlustamiseks. Peamine võit olelusvõitluses on järglaste andmine, rõhutab Darwin. Liigi arvukuse piiramine võib toimuda väga keerulisel ja kaudsel viisil. Igal aastal tuhandeid seemneid moodustav taim "võitleb" teiste, nii samast kui eri liikidest taimedega, kes juba antud maatükki katavad, et kas või üks valminud seemnetest arenema hakkaks ja uue taime annaks. Kiskjalised konkureerivad näljaperioodil toidu pärast, et ellu jääda ja järglasi anda. Olelusvõitluse tulemusena jäävad ellu ja sigivad an-

tud tingimustele kohasemad isendid ning hukkuvad ja jäävad järglasteta vähem kohased isendid. Teiste sõnadega - olemusvõitluse tulemuseks on looduslik valik.

Termin "olemusvõitlus" säilitab mõtte ainult sellises darvinlikult laias metafoorses tähenduses. Niisugusel kujul mõistab olemusvõitlust ka Schmalhausen (1940, 1968), kes kaasaja evolutsionistidest on püüdnud kõige rohkem seda küsimust selgitada ning kelle seisukohtadel alljärgnevalt peatume.

Schmalhausen lähtub seisukohast, et olemusvõitlus väljendab keerulisi suhteid organismide ja keskkonna vahel, mille tulemusena elimineeruvad vähem kohased isendid ning säilivad ja annavad järglasi enam kohased isendid. Keskkonna vastumõju organismide paljunemisele võib olla depressiivne või agressiivne. Esimesel juhul osutub sigimist piiravaks teguriks vajalike elutingimuste, eeskätt toidu mitteküllaldane hulk, teisel juhul takistab isendite arvu suurenemist nende pidev hävitamine teiste organismide või ebasoodsate abiootiliste tingimuste poolt. Vastuseks keskkonna depressiivsele toimele väheneb vastavate organismide viljakus ja progresseerub spetsialiseerumine (eeskätt toitumisviiside osas). Keskkonna agressiivse mõju korral osutuvad edukamaks teistest viljakamad isendid.

Keskkonna mitmesugusest toimest tähtsamaks osutub evolutsioonis organismide endi poolt olemusvõitluses ülesnäidatav aktiivsus. Me leiame seda aktiivsust nii lindudel ja imetajail kui ka samblikel, kuigi erinevas vormis. Organismide aktiivsus olemusvõitluses on nii või teisiti suunatud elu pidevuse säilitamisele. Kõige primitiivsemal kujul avaldub see sigimises. Organismid reageerivad keskkonna hävitavale toimele viljakuse suurenemisega.

Järgmiseks, täiuslikumaks organismide aktiivsuse avaldumise vormiks olemusvõitluses võib lugeda individuaalse elu ja sigimisperioodi pikenemist koos kehaomaduste suurenemisega. Sellega kindlustatakse mõnevõrra paremini järglaste elu. Schmalhausen väidab, et mõõtmete suurenemine ise-

loomustab igal ajastul kõige enam kaitstud organisme. Selle tõendiks toob ta keskaegkonna roomajad ja tertsiaari imetajad. Uute täiuslikumate ja aktiivsemate organismide ilmumisel surevad välja spetsialiseerunud vormid, kusjuures jäävad neist alles kõige väiksemad esindajad. Selline oli kahepaiksete saatust triiasest alates ja roomajate saatust tertsiaaris. Isegi algselt maismaal valitsenud ämblikulaadsed ja putukad olid oma mõõtmetelt tunduvalt suuremad kui nende praegusaegsed esindajad (kivisöeajastu sihktiivaliste ja kiililiste tiibade siruulatus oli kuni 75 cm). Eriti väikseks muutusid järgneva evolutsiooni jooksul leсталised.

Edasi tekkisid evolutsiooni käigus veelgi täiuslikumad, veelgi adaptiivsemad aktiivsuse vormid. Esiplaanile nihkusid aktiivsemad ja kiiremad loomad, keda iseloomustab efektiivsem energia transformatsioon. Need loomad arenesid kiiremini, neil tekkisid kaitsva funktsiooniga munakestad, instinktid munade paigutamiseks varjatud paikadesse, kaitsevärvus - kõik see aitas kaasa järglaste elu kindlustamisele.

Kõige kõrgemaks aktiivsuse vormiks kujunes kahtlemata järglaste aktiivne kaitsmine vaenlaste eest, nende järkjärguline "väljaõpetamine" iseseisvaks eluks ja sellega seoses uue organiseerituse vormi - perekonna (kas või ajutise) väljakujunemine, nagu näeme lindudel ja imetajail.

Olelusvõitlus selle darvinlikus käsitluses on kogumõiste, mis haarab enda alla väga mitmesuguseid suhete vorme organismide ja keskkonna vahel ning võib erineda nii oma avalduste kui tagajärgede poolest. Seetõttu eristatakse mitmesuguseid olelusvõitluse vorme. Üks tuntumaid olelusvõitluse jaotusi kuulub L. Morganile ja L. Plate'le. Viimased eristavad kahte põhilist organismide hävimise vormi: 1) organismide massiline hukkumine stiihiliste jõudude poolt ilma igasuguse valikuta; 2) organismide individuaalne hukkumine elusa või eluta looduse tegurite mõjul, mille tagajärjel säilivad antud tingimustele kõige sobivamad isendid, s. t. toimub looduslik valik. Ainult viimasel vormil on evolutsiooniline tähendus. Morgan ja Plate eraldavad selles veel järgmised ala-

vormid: 1) konstitutsionaalne võitlus eluta looduse tingimustega, mille tagajärjel säilivad kõige vastupidavama konstitutsiooniga isendid; 2) liikidevaheline võitlus; 3) liigisisene võitlus.

Schmalhausen ei loe ülaltoodud olelusvõitluse vormide klassifikatsiooni küllaldaseks ning esitab oma, liigendatuma jaotuse. Seejuures lähtub Schmalhausen põhimõttest, et darvinlikku olelusvõitluse mõistet võib iseloomustada kahest küljest: 1) kui isendite eliminatsiooni mitmesuguste keskkonatingimuste poolt ja 2) kui isendite võistlust¹ (сопeнoвaннa) olelusvõitluses. Kummastki aspektist lähtudes võib olelusvõitluse jaotada erinevateks vormideks. Esimesel juhul langeb peamine tähelepanu elimineerivatele teguritele, teisel juhul - organismide aktiivsusele.

Olelusvõitlus on alati seotud vähem kohaste ja antud tingimustega mittesobivate isendite eliminatsiooniga ja ainult eliminatsiooni kaudu viibki looduslikule valikule, s. o. antud tingimustega kõige enam sobivamate isendite ellujäämisele ja paljunemisele. Eliminatsioon ilmneb olelusvõitluse kõikides vormides ning avaldab kõige selgemini keskkonna vastusurvet organismide paljunemisele.

Eliminatsiooni vormide eristamisel võib aluseks võtta nii elimineerivad tegurid (Schmalhausen eristab füüsikalisi, füsioloogilisi ja bioloogilisi tegureid), eliminatsiooni objekti (üksikud isendid või isendite grupid) kui ka eliminatsiooni iseloomu (stiihiline, üldine, perioodiline). Schmalhausen annab nende kõigi alusel kombineeritud klassifikatsiooni, eristades üldist, individuaalset, perekonniti ja grupiliselt toimuvat eliminatsiooni.

Üld- ehk mittevalikulise eliminatsiooni puhul sõltub üksiku isendi hukkumine täielikult juhusest. Elu ja surma küsimust ei otsusta vastavate organismide individuaalsed omadu-

¹ Schmalhausen eelistab sõna "võistlus" sõnale "konkurents", sest viimane eeldab aktiivset võitlust; tegelikult toimub võistlus sageli passiivses vormis.

sed, sest elimineeriv tegur on võimeline hävitama kõiki antud liigi isendeid, kes tema toimesfääri satuvad. Selliseks elimineerivaks teguriks võib osutuda mõni röövloom, parasit või nakkushaigus. Üldiste elimineerivate tegurite hulka kuuluvad ka niisugused stiihilised loodusjõud nagu üleujutus, tulekahju ja vulkaanipurse. Nende mõjul hukkub massiliselt organisme, ilma et sellega kaasneks valikut. Massilisel hukkumisel võib olla selektiivne iseloom ainult juhul, kui ei hukku kõik organismid, vaid säilivad mõnedki esindajad (kui- gi juhuslikult, ilma individuaalsete eelisteta hukkunud isen- dite suhtes). Ka järglaste juhuslikus ellujäämises võib aval- duda looduslik valik. Nimelt on juhusliku eliminatsiooni korral suurema viljakusega paaride järglastel rohkem võima- lusi ellujäämiseks. Seetõttu toob pidev üldeliminatsioon kaasa vastavate organismide viljakuse suurenemise evolutsi- oonis. Seda näeme kõikidel suhteliselt abitutel loomadel na- gu ainuraksed, alamad vähid ja putukad, keda pidevalt toi- duks kasutavad kalad, linnud või teised maismaa-selgroogsed. Nende organismide kõrge viljakus on nende intensiivse üld- eliminatsiooni tulemus.

Kui üldeliminatsioon toimub pidevalt mingil kindlal eluperioodil, muutub evolutsioonis vastavate organismide on- togeneesietappide pikkuse vahekord. Täiskasvanud isendite intensiivse hävitamise korral toimib looduslik valik vast- sejärgu pikendamise suunas, nagu seda näeme paljudel putu- katel, kelle vastsed elavad kaitstult maa sees või taimeku- dedes. Vastsete või noorte isendite intensiivne eliminatsi- oon toob aga kaasa täiskasvanud isendite eluea pikenemise. Viimati märgitud nähtust kohtame paljudel ussidel, vähilaad- setel, limustel, okasnahksetel, kaladel ja kahepaiksetel, kelle vastseid hulgaliselt kalad ja teised suuremad loomad hävitavad. Kõikidel nimetatud juhtudel suureneb ka üldine viljakus.

Näiteks Musta mere teo Nassa kahest liigist munevad ühe (N. reticulata) isendid aastas enam kui 22 000 muna, tei- se (N. neritea) isendid - ainult 10 - 15 muna. Nimetatud

liigid sarnanevad üksteisega ja neil on ühesugune eluviis, kuid nad erinevad oma arengult: N. reticulata-liigi isendid läbivad pelaagilise vastse (veliger) staadiumi, N. neritea-liigi isenditel on otsene areng. Vaba vastsejärg planktonis toob kaasa esimese liigi isendite massilise hukkumise, mida võib korvata vaid kõrge viljakus.

Üldeliminatsioonist tunduvalt suurem tähtsus kuulub evolutsioonis individuaalse ehk valikulise eliminatsiooni teel toimuvale olulusvõitlusele. Olulusvõitlus individuaalse eliminatsiooni tagajärjel esineb igal pool ja alati, kuni on olemas individuaalsed erinevused populatsiooni üksikute isendite vahel. Eliminatsioon ei toimu juhuslikult: ellujäänud isendid erinevad hukkunud isenditest mingite antud tingimustes soodsate tunnuste poolest. Individuaalse eliminatsiooni tulemusena säilivad ja annavad järglasi need isendid, kes elimineerivatele teguritele kõige edukamalt vastu panna suudavad.

Schmalhausen eristab otsest ja kaudset individuaalset eliminatsiooni. Otsene eliminatsioon tähendab organismide vahetut hävitamist mitmesuguste ebasobivate füüsikaliste tingimuste (ebanormaalse temperatuuri, veepuuduse, liigniiskuse, mittevastava soolade kontsentratsiooni jt.) või teiste organismide (röövloomade, parasiitide, patogeensete mikroorganismide) poolt. Ellu jäävad ebasoodsate tegurite suhtes kõige vastupidavama konstitutsiooniga ja kõige paremini kaitsitud isendid (näit. liikuvamad, paremini arenenud meeleeelunditega, kaitsevärvusega, kaitsekiilbiga või immuunsemad isendid). Eelistatuks osutuvad samuti isendid, kelle vastavad instinktid (näit. rändeinstinkt) aitavad neil edukamalt vältida ebasobivaid mõjutusi. Ka kõrgem viljakus soodustab muudel võrdsetel tingimustel ellujäämist ja paljunemist.

Kaudse eliminatsiooni all mõistab Schmalhausen üksikute isendite üldist nõrgestumist füsioloogilist laadi tegurite (eelkõige nälja) mõjul ning nende edasist elimineerimist teiste tegurite poolt. Isendite hukkumine või paljunemisprotsessist kõrvaldamine toimub kaudselt, nälja kaudu. Nälg

ise on harva loomade vahetu hukkumise põhjuseks. Konkurents toidu pärast nõrgestab paljunemiskõhku ja tõstab suremust ebasoodsate tingimuste, parasiitide, haiguste või kiskjate mõjul (nälgjast kurnatud organismid alluvad eelkõige eliminatsioonile). Kaudne eliminatsioon on ainuke olelusvõitluse vorm, mis tuleneb üleasustusest ning mille intensiivsus kasvab asustustiheduse suurenemisega. Kaudse individuaalse eliminatsiooni tagajärjel jäävad ellu kõige vähem kurnatud isendid, kes suudavad edukaimalt endile toitu hankida ja kõige ökonoomsemalt seda kasutada. See viib meelegaorganite ja mitmesuguste kallaletungivahendite arengule, toiduotsimiskõhude täiustumisele ja toitumisviiside spetsialiseerumisele (et vähendada konkurentsi), samuti viljakuse langemisele (kõrge viljakus tugevdab konkurentsi ja nõrgestab vastavaid isendeid, eelkõige emasorganisme).

Perekonniti toimuva eliminatsiooni all mõistab Schmalhausen eri paaride järglaste diferentseeritud ellujäämist ja paljunemist populatsiooni ulatuses. Ühtede vanemate järglased jäävad ellu ja sigivad suurema tõenäosusega kui teiste omad. Sellise eliminatsioonivormi aluseks on asjaolu, et sama paari järglased on geneetiliselt ühetaolisemad ning nende elutingimused on sarnasemad kui populatsiooni ülejäänud isenditel. Seetõttu esinevad ellujäämist soodustavad või takistavad tunnused sageli ühtlaselt kõigil sama paari järglastel. Perekonniti toimuva eliminatsiooni tagajärjel täiustuvad munade ja noorloomade kaitsmise võimalused (munakesed; pesaehitamise ja poegade toitmise instinktid). Järglaste eest hoolitsemine kindlustab nende ellujäämise ning sellega ka vastavate omaduste ja instinktide edasiandmise järgmistele põlvkondadele.

Grupilise eliminatsiooni tagajärjel kõrvaldatakse teatud piirkondadest terved populatsioonid ning nende asemele levivad teised, antud tingimustega paremini kohastunud populatsioonid. Sellist populatsioonide asendumist võivad põhjustada röövlomad, parasiidid või ebasobivad kliimatingimused, samuti konkurents toidu ja territooriumi pärast. Nime-

tatud tegurite toime vähendab pidevalt vastava populatsiooni isendite arvu ja elimineerib lõpuks kogu populatsiooni. Teatud asupaigast väljatõrjutud populatsioon võib levida mõnes teises piirkonnas. Seega toob grupiline eliminatsioon kaasa konkreetsete populatsioonide jaotumise mitmesugustes biotoopides.

Olelusvõitluse teises küljes - võistluses - väljendub organismide aktiivne tegevus, nende tendents paljuneda. Organismide aktiivsus ja individuaalsed iseärasused avalduvad seda enam, mida nõrgema iseloomuga on hävitavad (elimineerivad) tegurid. Organismid võistlevad omavahel elatusvahendite ja paljunemisvõimaluste pärast. Sellel võitlusel võib olla aktiivne (isaste võitlus emaste pärast) või passiivne iseloom (lähedaete organismide võistlus kaitsevahendite osas ühise vaenlase - röövloma või parasiidi vastu). Võistlus võib toimuda grupisiseselt ehk individuaalselt ja gruppidevaheliselt.

Individuaalne ehk grupisisesene võistlus toimub sama populatsiooni isendite vahel. Passiivses vormis tähendab individuaalne võistlus isendite otsest võitlust füüsikaliste ja bioloogiliste teguritega ellujäämise ja järglaste andmise pärast. Populatsiooni isendid nagu võistlevad omavahel oma kaitstuse poolest. Sellist võitlust võib nimetada passiivseks, sest ühtede isendite säilimine ei kahjusta sama populatsiooni teiste isendite huve; samuti ei teravne võistlus populatsiooni arvukuse suurenemisega. Toimub otsene elimineerimine ebasoodsate tegurite poolt. Kuid organismide passiivsus on siin siiski suhteline: püüdes kaitsta oma ja oma järglaste elu, avaldub alati ka teatud aktiivsus. Selle tulemusena kujunevad loodusliku valiku käigus üha efektiivsemad kaitsevahendid (kaitsekilbid, kaitsevärvus), arenevad meeleeelundid ning suureneb viljakus.

Gruppidevaheline võistlus leiab aset eri populatsioonidest isendite vahel. Oma passiivses vormis tähendab gruppidevaheline võistlus otsest võitlust oma elutingimuste ja paljunemisvõimaluste pärast eri populatsioonidesse kuuluva-

te isendite vahel. Selline võistlus viib ühtede populatsioonide väljatõrjumisele teiste poolt, konkreetsete populatsioonide jaotumisele eri kasvukohtade vahel.

Nii grupisisese kui ka gruppidevahelise võistluse aktiivne vorm tähendab konkurentsi toidu, vee, hapniku, vastassugupoole ja elupaiga pärast. Konkurents tuleneb suurest agustustihedusest ning teravneb isendite arvukuse tõusuga. Konkurents ei avaldu ainuüksi toidu hankimises, vaid ka toiduvarude kogumises ja otstarbekas kasutamises. Toitumisviiside spetsialiseerumine vähendab konkurentsi. Sama eesmärgi teenivad ka ränded ja taliuinak. Ellu jäävad ja järglasi annavad kõige vähem kurnatud isendid. Et ka kõrge viljakus nõrgestab isendeid, viib konkurents lõppude-lõpuks viljakusse langemisele.

Konkurents viib kõige intensiivsemale valikule, kuigi hukkumise protsent võib olla tühine. Tugevamini avaldub konkurents järglaste andmises, s. t. diferentseeritud paljunemises. Konkurents soodustab evolutsioonilist divergentsi. Selle näiteks toob Worthington (Schmalhauseni järgi, 1946) kalad Aafrika järvedes. Victoria järves puuduvad suured aktiivsed röövkalad. See-eest esineb seal hulgaliselt perekonnana Haplochromys endeemilisi vorme, alates planktonitoidulistest ja lõpetades teisi kalu söövate vormidega. Vahepealsed vormid toituvad limuetest. Vastavalt toitumisviisile on kujunenud ka nende suu ja hammaste ehitus. Nähtavasti on seal pidevalt ülekaalus olnud aktiivne konkurents, mis on põhjustanud rikkalikku ökoloogilist lahknemist. Alberti ja Rudolphi järvedes esinevad seevastu suured aktiivsed röövkalad "niiluse ahven" (Lates) ja tiigerkala (Hydrocyon). Nende toiduks olevad kalad ei ole andnud vormide märgatavat lahknemist. Otsesel hävitamisel on ilmselt olnud mittevalikuline iseloom ning olulusvõitlus on kandnud passiivset iseloomu.

Milne (Мильн, 1964) määratleb konkurentsi kui organismide püüet omandada neile võrdselt vajalikke tegureid kogumist, mis ei ole küllaldane kõigi vajaduste rahuldamiseks.

Konkurentsisi põhilisteks objektideks on toit ja ruum (pesit-susterriitorium, liikumisruum jne.). Näiteks võib eraldi kultuurides kasvatada kaht lemlelise liiki, vesiläätse (*Spirodela polyrrhiza*) ja küürlemmelt (*Lemna gibba*). Esimene on võimaline pikemaajaliseks kasvuks ning tekitab rohkem massi. Koos kasvatades surub aga küürlemmel vesiläätse kasvu peagi alla. See on tingitud aerenhüümi olemasolust küürlemmel, mis võimaldab tal hoiduda pindmistes kihtides. Vesiläätse isendi surutakse allapoole ja uputatakse. Paramonov (1945) töö kaudse olelusvõitluse näiteks euroopa piisonite kadumise Be-lovežskaja Puštšas. Varasematel aegadel esines seal arvukalt piisoneid. Siis aga suurendati Puštša metsades kunstlikult sõraliste arvu. Hirved söövad meelsasti noorte puude lehti ja koort. Seetõttu hävitasid nad suure osa lehtpuudest, mille asemele ilmusid okaspuud. Puštša üldilme muutus märgata-valt. Vähenes niiskuse hulk, paljud veekogud kuivasid. Nende muutustega seoses vähenes piisonite toiduhulk, samuti joogikohtade arv. Piisonite kontsentreerumine väheste joogikoh-tade ümber viis fastsioloosi (*Fasciola hepatica* poolt teki-tatava haiguse) levimisele ja palju loomi (eriti noorloomi) hukkus. Piisonite arv vähenes kiiresti.

K.I. Sakai (Сакай, 1964) peab konkurentsivõimet polü-geenselt determineeritud nähtuseks. Populatsiooni üksikud isendid erinevad oma konkurentsivõime poolest nii, nagu nad erinevad teistegi pärilike tunnuste poolest. Selle aluseks on vastavad erinevused genotüüpides. Taimedel avaldub konkurentsivõime eelkõige vegetatiivses kasvus ja viljakuses. Suurest tihedusest tulenevat nõrgenemist ja väljasuremist ei loe Sakai konkurentsisi näitajaks. Toitevaeses pinnases võib ka üksikult kasvav taim välja surra.

Olelusvõitlus seostub tihedalt loodusliku valiku mõis-tega. Looduslik valik on olelusvõitluse positiivne tulemus, nagu märgib Schmalhausen. Seos olelusvõitluse ja loodusliku valiku vahel avaldub eriti hästi selles, et sõltuvalt ole-lusvõitluse vormist võtab looduslik valik erineva suuna. Ot-sese eliminatsiooni korral töötab looduslik valik maksimaal-

se viljakuse suunas. Ühtlasi kujunevad välja kõige efektiivsemad kaitsevahendid elimineerivate tegurite vastu. Intensiivse kaudse eliminatsiooni puhul omandab looduslik valik vastupidise, s. t. väiksema viljakuse suuna. Kujunevad välja aktiivsed kallaletungivahendid ja toimub toitumise spetsialiseerimine. Täiskasvanud isendite intensiivse eliminatsiooni korral läheb looduslik valik vastsejärgu pikendamise suunas, vastsete või noorte isendite intensiivne eliminatsioon toob aga kaasa täiskasvanud isendite eluea pikenemise.

Kuid olulusvõitlust ei saa samastada loodusliku valikuga. Beltoodu põhjal võiks olulusvõitlust iseloomustada kui nähtust, mis sageli on loodusliku valiku tööriistaks, kuid mis alati ei vii looduslikule valikule (üldine stiihiline eliminatsioon). Tähendab, olulusvõitlus ei kattu loodusliku valikuga. Olulusvõitlus selle sõna darvinlikus metafoorses käsitluses on kõigi organismide ellujäämist ja paljunemist piiravate tegurite kogum, mis määrab isendite ja nende järglaste saatuse konkreetsete populatsioonide igas põlvkonnas.

Paljud kaasaegsed evolutsionistid suhtuvad aga teisiti olulusvõitluse seosesse loodusliku valikuga. Goudge (1961) kirjutab, et "konkurents" ja "olulusvõitlus" on eksiteele viivad mõisted valikuteoorias. Ta viitab T. Huxley'le, kes olevat juba nimetanud Darwini olulusvõitluse doktriini "gladiaatori teooriaks". Goudge rõhutab, et looduslikus valikus ei ole peamine mitte võitlus ja konkurents, vaid süstemaatiline diferentseeritud paljunemine. Seejuures ei eita ta, et diferentseeritud ellujäämine võib teatud juhtudel olla konkurentsi ja olulusvõitluse tulemuseks. Kuid paljudel juhtudel ei ole tegemist vägivallaga. Goudge lisab, et mõistetel "kooperatsioon" ja "vastastikune abi" on sama seaduslik koht evolutsiooniteoorias kui "olulusvõitlusel" ja "konkurentsil". Suur viljakus ei ole olulusvõitluse põhjus, vaid tagajärg.

Ka E. Mayr (1968) märgib, et "olulusvõitlus" on ebaõigestunud termin, sest ta pöörab meie tähelepanu kõrvale loodusliku valiku põhiliselt aspektilt: tema statistiliselt olemuselt.

Samas kirjutab aga V. Grant (1963): "Darwini selektsiooniteooria ei ole valiku geneetilise teooria poolt asendatud, vaid laiendatud. Mõned kaasaegsed teoreetikud püüavad vältida 19. sajandi terminit "olelusvõitlus" selle tooruse pärast. Kuid loodus on karm. Olelusvõitlus on reaalselt olemas."

Tundub, et vastuväited olelusvõitluse osale evolutsioonis tulenevad suurel määral selle mõiste liiga kitsast kasutamisest. Olelusvõitlust mõistetakse otsese võitluse ja vägivallana, põhiliselt konkurentsina. Kui olelusvõitlust käsitleda laialt, metafoorselt, nagu seda tegi Darwin, langeb ära enamik vastuväiteid. Olelusvõitluse darvinlik käsitlus ei ole vastuolus arusaamisega looduslikust valikust kui diferentseeritud paljunemisest.

x x
x

Pärilikkuse materiaaalsete kandjate muutumine ja rekombineerumine põhjustab genotüübilt erinevate isendite tekkimise mistahes liigi looduslikes populatsioonides. Eri genotüüpide saatus kujuneb erinevaks: osa säilib populatsioonis, teine osa - elimineeritakse. Omakorda, populatsioonis säilivate genotüüpide vahel ei jää ühesuguseks - ühed genotüübid saavutavad suurema sageduse kui teised. Nii genotüüpide säilimise ja elimineerumise kui ka allesjäävate genotüüpide diferentseeritud sageduse aluseks on populatsiooni isendite ebavõrdne paljunemine: ühed isendid annavad järglasi, teised mitte, kolmandad annavad rohkem järglasi kui neljandad, viiendate järglastest jääb rohkem ellu kui kuuendate omast. Seega antakse populatsioonis olemasolevaid genotüüpe järgmisele põlvkonnale diferentseeritult, eri sagedusega. Genotüüpide diferentseeritud reproduktsioon ei toimu juhuslikult, vaid sõltub kindlastest teguritest: anorgaanilise keskkonna tingimustest, vaenlastest, konkurentidest, haigustest,

augulisest valikust jne. Kui need tegurid pikema aja jooksul toimivad ühesuunaliselt, saavutavad populatsioonis ülekaalu genotüübid, mis antud tingimustes kõige edukamalt paljunevad. Teiste sõnadega, toimub vastavate genotüüpide valik. Genotüüpide mittejuhuslikus diferentseeritud reproduktsioonis näeb kaasaegne darvinism loodusliku valiku olemust. "Looduslik valik on populatsiooni ja keskkonna vastastikune toime, mille tagajärjel populatsioonis teatud geenid ja geenide kombinatsioonid säilivad diferentseeritult." (Stebbins, 1965)

Looduslik valik on evolutsiooni põhiline suunav jõud, mis kujundab ja vormib looduslikke populatsioone üha täiuslikuma kohastatuse suunas, suurendab liigilist mitmekesisust ning põhjustab evolutsioonilist progressi.

V. ISOLATSIOON.

Orgaanilise maailma evolutsioonis on pidevalt suurenenud liigiline mitmekesisus. Tekivad üha uued ja uued liigid, kes kohastuvad suuremal või vähemal määral erinevate elutingimustega ning keda reeglina eraldab üksteisest ristumisbarjäär. Uue liigi teke tähendab, et mingi olemasoleva liigi sees kujuneb organismide rühmitus, kelle morfofüsioloogilised ja bioloogilised iseärasused väljuvad vanale liigile iseloomulikest piiridest. Teiste sõnadega, tekib uus iseseisev genofond uute genotüüpidega ja reaktsiooninormidega. Et niisugusest organismide rühmitusest moodustuks uus liik, peavad algselt tekkinud pärilikud erinevused püsima jääma, s. t. need tuleb muutumatuks järgmistele põlvkondadele anda. Peab katkema geenide vahetus lähteliigi ja uue tekkiva liigi isendite vahel. Potentsiaalselt võivad liigi kõik isendid omava-

hel ristuda ja järglasi anda. Ristumise tulemusena segunevad kõik genotüübid ning liigi sees ei saa välja kujuneda mingit teistest erinevat organismide rühmitust. Tegelikult ristuvad aga lokaalpopulatsioonide isendid põhiliselt omavahel ja suhteliselt vähe sama liigi teiste populatsioonide esindajatega. Seetõttu võib mõne lokaalpopulatsiooni genofond järjekindlalt mingis teistest populatsioonidest erinevas suunas muutuma hakata ning uue alamliigi moodustada. Kui selliselt arenenud alamliigid kohtuvad, ristuvad nad ja erinevus kaob. Kui aga alamliigid jäävad küllalt pikaks ajaks isoleerituks, vastavad erinevused akumuleeruvad ning võivad kujuneda uued liigid. Uue liigi tekkimine tähendab muude näitajate (küllaldane arvukus, kindel levila, struktuur jne.) kõrval ristumisbarjääri moodustumist. Eri liikidest isendid reeglina ei ristunud (või vähemalt ei anna normaalseid järglasi). Liigitikke protsessis kuulub seega oluline osa ristumist takistavatele isolatsiooninähtustele.

Isolatsiooni kui evolutsiooni teguri all mõeldakse vastavate organismide gruppide vahelise ristumise enam-vähem püsivat ja pikemaajalist piiramist. Isolatsioon võib välja kujuneda väga mitmesugusel viisil. Lihtsamal juhul takistab eri populatsioonide või populatsiooni eri osade ristumist ruumiline eraldatus ehk geograafiline isolatsioon. Enamiku liikide lokaalpopulatsioonid eraldab suurem või väiksem territoriaalne barjäär, mida nad ühel või teisel põhjusel ei ületa. Nii osutub väiksemgi vee soolsus peaaegu absoluutseks takistuseks kahepaiksete levikule. Vaikse ookeani saared oleksid jäänud kahepaiksetest peaaegu asustamata, kui inimene ei oleks neid sisse toonud. Soolane vesi eraldab ka paljusid mageveekalad. Igal jõgikonnal kujunevad oma liigid või alamliigid. Nähtavasti võivad suuremad veekogud teatud tingimustel saada takistuseks paljudele maismaalindudele. Nii on Amazonase jõe kummagi kalda linnustikus kujunenud erinevad liigid ja alamliigid. Geograafilise isolatsiooni osatähtsusest räägivad ka Darwini reisidest tuntuks saanud Galapagose saarte vintlased.

Geograafilist isolatsiooni võivad põhjustada veel mäed (suur arv alpiinseid taimeliike moodustab endeemilisi rasse), metsad, stepid ja lihtsalt ruumiline kaugus. Ruumiline eraldatus võib aset leida ka mikrokeskkonna ulatuses, sõltuvalt mitmesuguste ökoloogilist laadi tegurite varieerumisest selles keskkonnas. Metsa, niidu, järve või parasiitidele omaste peremeesorganismide vaheldumine küllaltki piiratud maa-alal võib tingida isolatsiooni, sest vastavatele taime- või loomarühmadele sobivad ökoloogilised tingimused (pinnase niiskus, valgustus, teiste organismide kooslused jne.) esinevad suhteliselt piiratud alal. Näiteks valgejalghiire (Peromyscus maniculatus) eri rassid elavad samas piirkonnas, kuid erinevates elupaikades - metsas, avamaal, järve kaldal. Laulusääse (Culex pipiens) ökoloogilised rassid erinevad peremeesorganismi (inimene, loomad) poolest.

Kõigil eespool nimetatud juhtudel katkeb vastavate populatsioonide vahel ristumisega kaasnev geenide vahetus, igas populatsioonis kinnistuvad oma geenide kombinatsioonid ning need populatsioonid võivad hakata evolutsioneeruma eri suundades. Seetõttu ongi geograafilis-territoriaalsel isolatsioonil eriti suur tähtsus uute vormide väljakujunemise alg-etappidel.

Evolutsioonilise lahknemise järgmistel etappidel kujunevad välja nn. bioloogilise isolatsiooni mehhanismid, mis tugevdavad ja täiendavad territoriaalse eraldatuse alusel tekkinud isoleeritust. Olulist osa etendab bioloogiline isolatsioon kattuva või kokkupuutuva levilaga (nn. sümpatriliste) liikide lahknemisel uuteks alamliikideks ja liikideks.

Bioloogilise isolatsiooni all mõeldakse mitmesuguseid organismidele sisemiselt omaseid mehhanisme, mis takistavad vastavate organismide gruppide ristumist. Bioloogilise isolatsiooni väljakujunemisest liigitekke protsessis, samuti bioloogilise isolatsiooni toimemehhanismist teatakse veel üldiselt väga vähe. Bioloogiliste isolatsioonimehhanismide iseloomustamisel piirdatakse põhiliselt mitmesuguste liikidevaheliste isolatsioonitüüpide kirjeldamisega.

N.V. Timofejev-Ressovski (1952) eristab bioloogilises isolatsioonis geneetilise, füsioloogilise ja ökoloogilise isolatsiooni tüübi. Geneetiline isolatsioon tuleneb pärilikest erinevustest ristuvate organismide gruppides ning põhjustab hübriidide steriilsust või eluvõimetust. Füsioloogiline isolatsioon, mille aluseks on sugupoolte või gameetide sobimatus, vähendab hübriidide tekkimise võimalusi (kuigi hübriidid, kui nad tekivad, võivad osutada enam-vähem normaalseiks). Ökoloogiline isolatsioon piirab ristumist ökoloogiliste erinevuste tõttu vastavate organismide gruppides. Kokkuvõttes, väidab autor, tulenevad kõik bioloogilise isolatsiooni tüübid organismide geneetilisest iseärasusest.

Üksikasjalikumalt peatub bioloogilist laadi isolatsioonimehhanismidel E. Mayr (1968). Mayr'i määratluse järgi võib isoleerivaid mehhanisme käsitleda kui organismide bioloogilisi omadusi, mis takistavad tegelikult või potentsiaalselt sümpatriliste populatsioonide omavahelist ristumist.

Isolatsioonimehhanismide tüüpide iseloomustamisel jätab Mayr välja mõisted "geneetiline" ja "füsioloogiline", väitee, et geneetilised ja füsioloogilised tegurid etendavad teatud osa isolatsioonimehhanismide kõikide tüüpide juures. Arvukad isolatsioonimehhanismid jaotab Mayr kahte suurde klassi: paaritumiseelsed mehhanismid (takistavad liikidevahelist ristumist) ja paaritumisjärgsed mehhanismid (vähendavad liikidevahelise ristumise edukust). Paaritumiseelsed isolatsiooni-mehhanismid vähendavad gameetide "raiskamist" ning on seetõttu väga tundlikud loodusliku valiku parandava toime suhtes; paaritumisjärgsed isolatsioonimehhanismid ei piira hukkuvate gameetide hulka ning alluvad seetõttu vähe loodusliku valiku täiustavale mõjule.

Nimetatud kahe klassi sees eristab Mayr rea erinevaid tüüpe. Alljärgnevalt esitame Mayr'i klassifikatsiooni tervikuna.

1. Paaritumiseelsed isolatsioonimehhanismid:

- a) aastaajaline ja elupaigaline isolatsioon (potentsiaalsed partnerid ei kohtu);

- b) etoloogiline isolatsioon (potentsiaalsed partnerid kohtuvad, kuid ei paaru);
- c) mehhaaniline isolatsioon (kopulatsioonil ei toimu sperma ülekannet);

2. Paaritumisjärgsed isolatsioonimehhanismid:

- a) gameetide suremus (toimub sperma ülekanne, kuid munarakud jäävad viljastamata);
- b) sügootide suremus (munarakud viljastatakse, kuid sügootid hukkuvad);
- c) hübriidide eluvõimetus (sügootidest tekib madala eluvõimega F_1 -põlvkond);
- d) hübriidide steriilsus (F_1 -põlvkond on eluvõimeline, kuid osaliselt või täielikult steriilne).

Elupaigalise isolatsiooni aluseks on sigimispaikade erinevus. Blair'i andmeil (Mayr, 1968) kattuvad osaliselt kahe kärnkonnaliigi - Bufo americanus ja B. fowler - levidad. Liikidevahelist ristumist takistab asjaolu, et kumbki liik eelistab erinevat sigimispaika: liigi B. fowler isendid kasutavad sigimispaikadena tiike, mülkaid ja suuremaid vihma-veeloeke, liigi B. americanus isendid - madalaid lompe ja ojakääre.

Liikuvatel loomadel ei ole elupaigalisel isolatsioonil üldiselt kuigi suurt tähtsust. Tunduvalt suuremat osa eten-dab see isolatsioonitüüp taimeriigis.

Aastaaajaline isolatsioon tuleneb erinevustest sigimis-aegades. Sesonne isolatsioon on tavaline nähtus taimedel, kuid esineb sageli ka putukatel ja teistel selgrootutel. Ka-lifornias tuntakse E. Dodsoni (1960) andmeil viit küpressi-liiki kümne alamliigiga. Alamliikide ja liikide omavahelist ristumist takistab erinev tollemisaeg. Loomariigis kohtame sesoonset isolatsiooni sagedamini veeloomadel, mida Mayr se-letab kahe nähtusega: 1) veetemperatuurid on õhu omadest pü-sivamad, 2) veeloomade embrüonaalne areng on tihedamini seo-

tud vastavate temperatuuridega. Nii on merisiiliku liigil Paracentrotus lividus Napoli lahes kujunenud kaks erinevat vormi: ühel arenevad vastsed temperatuuri piirides $+8 - 23^{\circ} \text{C}$, teisel - temperatuuri piirides $14 - 29^{\circ} \text{C}$. Paljudel kaladel (karplastel, lõhilastel, räimel, heeringal) on välja kujunenud kevadise ja sügise kudemisperioodiga vormid.

Etoloogiline isolatsioon piirab juhuslikku paaritumist ning on kõige olulisemaks isolatsioonimehhanismiks loomadel. Termin "etoloogiline" tuleneb kreekakeelsest sõnast "ethos" - asupaik, komme. Etoloogilise isolatsiooni all mõeldaksegi loomade elutavadest ja käitumisest tingitud takistusi juhuslikule ristumisele. Eri liike iseloomustab kindel käitumine, mis võimaldab "ära tunda" sama liigi isendeid ning vältida paaritumist võõra liigi isenditega. Erinevatel liikidel on oma "stiimulid" (pulmatantsud, laul, lõhnad jne.) partneri ligimeelitamiseks ja sidumiseks. Niisuguste stiimulite hulka kuulub muuseas nii ööbiku laul kui ka paabulinna uhkeldav kõnnak.

Värvide ja vormide tähtsus nägemisvõimega loomade paljunemisel on loodusteadlastele ammu tuntud. Teatakse mitmeid Drosophila liike, kelle isasloomad ei taha pimedas paarituda. Visuaalsed stiimulid toimivad tavaliselt koos kuulmis-, kimimis- ja keemiliste stiimulitega. Kauni sülestikuga lindudel on tavaliselt ilmetu laul ja vastupidi.

Laule, hüüdeid jt. helisignaale iseloomustab suur täp-
sus ja spetsiifilisus, mistõttu nad sobivad isolatsioonisignaali-
naalideks paremini kui visuaalsed stiimulid. Lindude kõrval on mitmesugused helisignaalid väga levinud kahepaiksetel ja
sihktiivalistel. W.F. Blair'i (1964) järgi erinevad paljud
sümpatrilised konnaliigid oma kutsehüüde poolest. Näiteks
liigil Bufo speciosus kestab kutsehüüd 0,6 sekundit, läheda-
sel liigil B. cognatus - 1 minut.

Tuntakse ka keemilist laadi stiimuleid. Meja nukust väl-
junud emane öölibiikas võib isaseid ligi meelitada sadade
meetrite, isegi kilomeetrite kauguselt. Tundlate amputeeri-

mine vähendab tunduvalt liikide Drosophila pseudoobscura ja D. persimilis emaste võimet eristada oma ja võõra liigi isaseid. Liigispetsiifilistel ainetel on isolatsioonimehhanismidena eriti suur tähtsus organismivälise viljastamisega veeorganismidel (peajalgsetel, vähilaadsetel jt.).

Loomade paaritumiseelse käitumise uurimine näitab, et selle käigus vahetatakse isas- ja emasloomade vahel vastavaid stiimuleid, kuni mõlemad saavutavad edukaks kopulatsiooniks vajaliku füsioloogilise valmisoleku seisundi. Isasloomad on reeglina aktiivsemad, kuid valivad vähem. Looduslik valik soodustab seda erinevust sugupoolte vahel. Suur sperma hulk võimaldab isastel viljastada paljusid emaseid, piiratud munade arvu tõttu emasloomadel on aga oluline, et nad alati saaksid viljastatud kõige sobivama partneri poolt. Emasloomade valivast käitumisest paaritumiseisel perioodil oleneb suurel määral tulevaste sugootide eluvõime ja sobivus elutingimustega.

Mehhaaniline isolatsioon tähendab suguelundite sobimatusel tingitud takistusi ristumiseks. Sama liigi vastassugupoolte genitaalid sobivad nagu lukk ja võti. Eri liikidel on evolutsiooni jooksul välja kujunenud erineva ehitusega genitaalid, mis takistab ristumist eri liikidest isendite vahel (joon. 14). Kopulatsioonielundite sobimatusel tingitud mehhaaniline barjäär etendab eriti olulist osa putukate ja mõningate limuste liikide isoleerimisel.

Mehhaanilise isolatsiooni osa ei tohi siiski üle hinnata. On andmeid, et omavahel võivad ristuda väga eri erinevate genitaalidega liigid, nagu näiteks jooksiklaste liigid Carabus coriaceus ja C. violaceus.

Gameetide suremus liikidevahelistel ristumistel võib olla põhjustatud mitmesugustest asjaoludest. Emaslooma juhteteedesse sattunud liigivõõras sperma võib enne munarakuni jõudmist hukkuda antigeense reaktsiooni tõttu. Teistel juhtudel ei suuda spermatozoidid läbi tungida võõra liigi muna-raku membraanist. Organismivälise viljastumisega liikidel



Joon. 14. Genitaalide ehitus kahel lähedasel metsasääse liigil. Ülal - Aedes cyprius, all - Aedes flavescens. (Stakelbergi järgi.)

võib normaalse sugulise käitumisega, kuid funktsioneerimisvõimetute gonaadidega isasloom (näiteks steriilne hübriid P_1 -põlvkonnast) indutseerida emaslooma kudemisele. Viljastamata munad hukuvad, mis kahtlemata suurendab reproduktiivset isolatsiooni kahe liigi vahel.

Ka taimedel tuntakse hästi juhtumeid, mil spermiumid ei jõua munarakuni. Tolmuterad ei lähe kasvama; tolmuterad võivad hävineda, jõudmata viljastada munarakku. Viimast täheledatakse tavaliselt siis, kui isastaime kromosoomide arv ületab emastaime kromosoomide arvu (kui näiteks isastaimeks on Nicotiana tabacum, mille $2n = 48$, ja emastaimeks N. sylvestris, mille $2n = 24$). Tolmuterade purunemist seletatakse nende suurema osmootse rõhuga. Tõenäoliselt on see kogu genotüübi efekt ega tulene kromosoomide arvust kui niisugusest.

Kõigil neil juhtudel ilmneb mingisugune biokeemilis-füsioloogilist laadi sobimatus spermatozoidide ja võõra organismi kudede (või munaraku) vahel.

Sügootide suremuse korral viljastumine toimub, lõigustumine algab normaalselt, kuid loode hukub varem või hiljem. Sügootide suremus tuleneb hübriidsete viljastatud munarakkude ebakorrapärasest arenemisest, mis võib katkeda igal staadiumil viljastumise momendist kuni täiskasvanud isendini. Hübriidsete sügootide kasvatamine kunstlikus keskkonnas võib mõningaid defekte kompenseerida ning sügootide enam-vähem normaalse arengu tagada.

Mõnikord arenevad hübriidsetest sügootidest täiskasvanud isendid, kuid viimased ei anna normaalseid järglasi või jäävad koguni steriilseks. Hübriidide steriilsuust põhjustab sageli asjaolu, et eri vanemate (s. t. eri liikide) kromosoomid ei sünapteeru meeloosi profaasis. Sünapteerumata kromosoomid võivad omakorda ebavõrdselt jaotuda tütarakkude, s.o. gameetide vahel ja näiteks kõik sattuda ühte gameeti. Sellised gameetid ei ole viljastumisvõimelised.

Isolatsioonimehhanismid toimivad tavaliselt komplekselt. Lähedaste sümpatriliste liikide ristumist takistab terve rida

Ökoloogilisi, käitumuslikke ja tsütogeneetilisi tegureid. Üks teguritest osutub tavaliselt domineerivaks (näiteks akustiline stiimul rohutirtsudel ja sääskedel, keemiline stiimul mõningatel putukatel ja mereloomadel, visuaalne stiimul mõningatel lindudel, kaladel ja putukatel). Üldiselt on loomadel kõige määravamaks kujunenud etoloogiline isolatsioon, taimedel - hübriidide steriilsus.

Isolatsioonimehhanismide tähtsamaid ülesandeid on suurendada paaritumise efektiivsust. Kui lähedased liigid ei ela lähestikku, kannavad kutsehüüd ja pulmasignaale üldist, vähespetsiifilist ja küllaltki varieeruvat iseloomu. Kui aga lähedased liigid eksisteerivad koos, võib selliste signaalide vähene spetsiifilisus põhjustada vigu ja häireid paaritumises. Seetõttu soodustab valik sümpatrilistel sugulaslikult lähedastel liikidel täpseid ja spetsiifilisi sugupooltevahelisi signaale. Iga liik on terviklik geneetiline süsteem, mis on välja kujunenud palju põlvkondi kestnud valiku tulemusena ning mis seetõttu vastab oma keskkonnale konkreetsetele tingimustele. Hübriidiseerimine vähendab liigi terviklikkust ja tekitab ebaharmonilisi vorme. Isolatsiooni ülesandeks on takistada niisuguseid ristumisi ja kaitsta liigi geneetilist terviklikkust.

Liike eraldavate isolatsioonimehhanismide rohkus näitab, et nende määramisest võtab osa palju geene. Katsed kõdukärbsega räägivad koguni sellest, et suguline isolatsioon on kogu genotüübi toime produkt. Seejuures ei saa aga eitada asjaolu, et geneetilisi isolatsioonimehhanisme võib vastavate tingimustega modifitseerida või tugevdada.

Isolatsioonimehhanismide tekkimise geneetiliseks aluseks võivad olla kromosoomaberratsioonid, nagu seda mõningatel juhtudel ongi suudetud näidata. Pärilikkuse kandjate rekombineerumine inversiooni või translokatsiooni teel võib vahel viia uue harmoonilise geneetilise süsteemi tekkimisele, mida eraldab vanema tüübist hübriidne steriilsus (näiteks sellistel geneetika objektidel nagu hästi tuntud Drosophila ja Oenothera lamarckiana). Drosophila pseudoobscura

rassid A ja B erinevad nelja inversiooni poolest ning nende ristumisel tekivad steriilsed isasloomad (Мамай-Брай-3EH, 1968). Isolatsioonile võib esile kutsuda ka mingi mutatsioon, takistades ristumist vastavate variantide vahel. Drosophila liikides tuntakse mõningaid retsessiivseid geene, mis põhjustavad steriilsust homosügootsetes isendites. Ka päevalillil on leitud steriilsust põhjustavaid geene. Mulleri andmeil saadakse puuviljakärbsse kahe viljaka mutandi (curly-wing ja moire eye) ristamisel viljatud hübriidid. Viimasest võib järeldada, et üksikmutatsioonide kõrval põhjustavad steriilsust ka mutatsioonide vastavad kombinatsioonid. Enamikul juhtudel ei määra steriilsust üksikmutatsioon, vaid tervete genotuüpide sobimatus. Seega, hübriidide steriilsuse aluseks on kas mõningate geenide muutamine, nn. "steriilsuse mutatsioonid", mille toime avaldub võõra genotuubi mõjul, või geenide (samuti kromosoomide) sobimatu kombinatsioon, nende "tasakaalu" rikkumine. Uldiselt teatakse siiski veel väga vähe isolatsioonimehhanismide geneetilise alusest.

Isolatsioonimehhanismide tekkimise seletamiseks on esitatud kaks tuntumat teooriat (Merrell, 1962). Mulleri arvates tuleb reproduktiivsele isolatsioonile vaadata kui geneetilise lahknemise kaasproduktile alamliikide ja liikide tekkimisel allopatrilistest populatsioonidest. Dobzhansky teooria järgi tekib isolatsioon loodusliku valiku tagajärjel. Nimelt on hübriidid sageli halvemini kohastunud ja steriilsed, mistõttu nad elimineeritakse loodusliku valiku poolt. Sellega elimineeritakse populatsioonidest ka hübriidiseerumist soodustavad geenid.

Kui liik jaguneb kaheks või enamaks isoleeritud gruppiks, mille vahelised hübriidid on suhteliselt viljatud, soodustab looduslik valik iga geeni, mis vähendab nende gruppide vahelisi ristumisi. Ristumine niisuguste gruppide vahel viib vähemviljaka järglaskonna moodustumisele, kelle edukus ja eluvõime on mõlema vanema omast väiksem. Selle tulemusena annavad grupisisesed ristumised järgnevate põlv-

kondade jooksul rohkem järglasi kui gruppidevahelised ristumised ning viimaste arv pidevalt väheneb. Kaks liigisisest gruppi divergeeruvad ja kohastuvad mõnevõrra erinevate tingimustega, kusjuures gruppidevahelised hübriidid osutuvad mõlema tingimustekompleksi suhtes vähem kohastunuks.

x x
x

Isolatsiooni all mõeldakse kõiki tegureid ja mehhanisme, mis takistavad sugulist ristumist. Ristumise ärahoidmisega aitab isolatsioon soodsate pärilike muutustega organismide rühmitustel lähteliikidest eralduda ning soodustab sellega evolutsioonilist divergentsi. Isolatsioon säilitab väljakujunenud liikide geneetilist terviklikkust ning seega looduse mitmekesisust. Evolutsiooni tegurina mõjustab isolatsioon eelkõige liigisisest diferentseerumist ja liikide teket.

Isolatsiooni toimet on raske lahutada loodusliku valiku omast: isolatsioonimehhanismid kujunevad välja loodusliku valiku käigus.

K o k k u v ö t e .

Päriliku muutlikkuse, loodusliku valiku, isolatsiooni ja mõningate teiste käesolevas töös lähemalt käsitlemata jäänud tegurite koostoime tulemusena tekivad organismidel mitmesugused evolutsioonilised muutused, alates vaevalt märgatavatest kõrvalekalletest lokaalpopulatsioonides ja lõpetades ulatuslike, üldist organiseerituse taset ja eluenergiat tõstvate muutustega uute seltside, klasside jt. suuremate rühmituste moodustumisel.

Evolutsioonilise muutuse aluseks ehk materjaliks on juhuslikud individuaalsed pärilikud muutused - geen-, kromosoom- ja genoommutatsioonid, mis tekivad peamiselt vigade tõttu pärilikkuse edasiandmise mehhanismis ja osutuvad seetõttu suuremas osas kahjulikuks neid kandvatele isenditele. Teatava osa mutatsioonide kahjulik efekt neutraliseeritakse teiste geenide poolt, teatav osa mutatsioonidest avaldab organismidele indiferentset või isegi otsest kasulikku toimet. Niisugused mutatsioonid säilivad populatsioonis ning annavad materjali evolutsioonilisteks muutusteks. Evolutsiooniline muutus võib toimuda ka ilma uute pärilike faktorite lisandumiseta evolutsioneeruvasse organismide gruppi: varjatud genotüübiliste muutuste avaldumise arvel, samuti pärilikkuse tegurite rekombineerimise baasil.

Erinevused populatsiooni isendite genotüübis ja fenotüübis on eelduseks nende diferentseeritud paljunemisele. Mitmesuguste individuaalsete erinevuste tõttu suudavad populatsiooni isendid erineva edukusega elada neid ümbritseva eluta ja elusa keskkonna tingimustes (kliima, vaenlased, haigused, konkurendid jne.) ning annavad erineval arvul järglasi. Nende tegurite pikemaajalise kindlasuunalise toime tulemusel annavad teatud genotüübiga isendid pidevalt teistest rohkem järglasi ning määravad sellega järgnevate põlvkondade geneetilise koostise. Toimub genotüüpide mittejuhuslik diferentseeritud reproduktsioon ehk looduslik valik. Suurema järglaste arvuga isendeid iseloomustab suurem sobivus elutingimustega. Seega suureneb loodusliku valiku toime pidevalt kohasemate isendite hulk populatsioonis. Teiste sõnadega, populatsioon (liik) kohastub üha täiuslikumalt oma elutingimustega. Loodusliku valiku tagajärjel võib ühtlasi tõusta vastavate organismide organiseerituse tase ning suurenda elusa looduse liigiline mitmekesisus. Looduslik valik on evolutsiooni põhiline suunav jõud ja evolutsiooniliste muutuste peamine põhjus.

Soodsate pärilike muutustega isendite grupp mingis loo-

•
duslikus populatsioonis suudab iseseisvana püsida ja palju-
neda juhul, kui katkeb tagasiristumine populatsiooni ülejää-
nud isenditega, kellel vastavad muutused puuduvad. Vastasel
korral toimub erinevate genotüüpide segunemine ja muutunud
geenid lülituvad populatsiooni üldisesse genofondi. Ristu-
mise takistamiseks võivad välja kujuneda mitmesugused iso-
leerivad tegurid, mis võimaldavad uute genotüüpidega isen-
dite rühmal iseseisvalt edasi evolutsioneeruda ning uue
alamliigi, liigi jne. moodustada. Isolatsioon soodustab evo-
lutsioonilise mitmekesisuse suurenemist, olles paratamatuks
teguriks alamate süstemaatiliste rühmituste evolutsioonis.

Kirjeldatud evolutsioonitegurite iseloomust järeldub,
et evolutsioonilised muutused seostuvad alati mingisuguse
organismide grupiga - populatsiooniga, liigiga jne. Üksi-
kud individid ei evolutsioneeru. Individuaalsed pärilikud
muutused ei ole veel evolutsioonilised muutused. Evolutsi-
oonilised muutused tähendavad kindlasuunalisi püsivamaid
muutusi populatsiooni geenialleelide sageduste vahekorras.
Evolutsioonilised muutused tekivad loodusliku valiku käi-
gus, genotüüpide diferentseeritud reproduktsiooni tagajär-
jel ning nende kujundamiseks vajab loodus pikka aega. Üksi-
ku geeni muteerumine või mõne kromosoomi struktuuri muutumi-
ne tähendab esialgu ainult mutantse isendi ilmumist, kelle
genotüüp järglaste puudumisel populatsioonist läheb kaduma.
Alles siis, kui mutant annab järglasi, levib järgmistes
põlvkondades ja vastav muutus saab omaseks mingile organis-
mide rühmitusele (alates lokaalpopulatsioonist ja lõpeta-
des liigi, seltsi või mõne veelgi suurema rühmitusega), rää-
gime me evolutsioonilisest muutusest.

Darvinlikku suunda evolutsiooniõpetuses on alati ise-
loomustanud pärilike ja evolutsiooniliste muutuste erista-
mine. Selles vahetegemises peitub tegelikult darvinismi ole-
mus, sest ainult sellise käsitluse juures muutub arusaada-
vaks loodusliku valiku loov ja suunav osa. Üksikutel indi-
vididel juhuslikult tekkinud pärilikest muutustest kujun-
dab valik paljude põlvkondade jooksul liigiomased kohastu-

musliku tähendusega evolutsioonilised muutused. Kui pärilikud muutused oleksid samaaegselt evolutsioonilised muutused (nagu arvavad näiteks nn. saltatsioonistid), kaoks ära loodusliku valiku loov osa. Pärilike ja evolutsiooniliste muutuste samastamine viib paratamatult teleoloogiasse - sise-
mise otstarbekohasuse ja eesmärgi tunnistamisele. Kui puudub valik, peab pärilikke muutusi suunama mingi sisemine automaatne tegur.

K i r j a n d u s .

- Blair, W.F. Isolating Mechanisms and Interspecies Interactions in Anuran Amphibians. - "Quart. Rev. Biol.", 1964, 39, 4 : 334-344.
- Dobzhansky, Th. Genetics and the Origin of Species. New York, 1937.
- Dobzhansky, Th. Evolution and Environment. - The Evolution after Darwin. Ed. by Sol Tax. Chicago, 1960.
- Dodson, E.O. Evolution: Process and Product. New York, 1960.
- Dunbar, M.I. The Evolution of Stability: Natural Selection at the Level of the Ecosystem. - Evolution, its Science and Doctrine. Ed. by T.W. Cameron. Toronto, 1960.
- Emerson, A.E. The Evolution of Adaptation in Population Systems. - Evolution after Darwin I. Ed. by Sol Tax. Chicago, 1960.

- Fahmy, O.G., Fahmy, M.I. Mutagenesis in Relation to Genetic Hazards in Man. - "Proc. Roy. Soc. Med.", 1964, 57, 7: 646-650.
- Ford, E.B. Ecological Genetics. London, New York, 1964.
- Goudge, T.A. The Ascent of Life. Toronto, 1961.
- Grant, V. The Origin of Adaptations. New York, London, 1963.
- Grant, V. The Architecture of the Germplasm. New York, London, 1964.
- Huxley, J. Evolution in Action. New York, 1953.
- Huxley, J. Evolution, Modern Synthesis. London, 1964.
- Huxley, J. The Emergence of Darwinism. - Evolution after Darwin I. Ed. by S. Tax. Chicago, 1960.
- Lerner, I.M. The Genetic Basis of Selection. New York, 1958.
- Lüers, H., Ulrich, H. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. - Die Evolution der Organismen. 1954.
- Mather, K. Genetics. - Contemporary Botanical Thought. London, Edinburgh, 1961.
- Mayr, E. Accident or Design, the Paradox of Evolution. - The Evolution of Living Organisms. Ed. by G.W. Leeper. 1959.
- Merrell, O.J. Evolution and Genetics. New York, 1962.
- Olson, E.A. Morphology, Paleontology and Evolution. - Evolution after Darwin I. Ed. by S. Tax. Chicago, 1960.
- Rieger, R. Die Genommutationen. Jena, 1963.
- Ross, H.H. A Synthesis of Evolutionary Theory. 1962.
- Schwanitz, F. Genetik und Evolutionsforschung bei Pflanzen. - Die Evolution der Organismen. 1954.
- Simpson, G.G. The Problem of Plan and Purpose in Nature. - "Sci. Monthly", 1947, 64 : 481-495.

- Snyder, R.L. Evolution and Integration of Mechanisms that Regulate Population Growth.-"Proc. Nat. Ac. Sci.", 1961, 47, 4 : 449 -455.
- Stebbins, G.L. The Comparative Evolution of Genetic Systems. - Evolution after Darwin. I. Ed. by S. Tax. Chicago, 1960.
- Stebbins, G.L. The Experimental Approach to Problems of Evolution.-"Folia biol." (CSSR), 1965, 11, 1 : 1-10.
- Stebbins, G. L. Evolutionsprozesse. Jena, 1968.
- Sturtevant, A.H. Genetics and Evolution. 1961.
- Thompson, W.P. The Cause and Mode of Evolution. - Evolution, its Science and Doctrine. Ed. by T.W. Cameron. Toronto, 1960.
- Timofeeff-Ressovsky, N.W. Mutations and Geographical Variations. - The New Systematics. Ed. by J.Huxley. 1952.
- Torrey, H.B., Felin, F. Was Aristotle an Evolutionist? - "Quart. Rev. Biol.", 1937, 12, 1.
- Waddington, C.H. Evolutionary Adaptation. - Evolution after Darwin I. Ed. by S. Tax. Chicago, 1960.
- Wallace, B., Srb, A.M. Adaptation. 1961.
- Whyte, L.L. Internal Factors in Evolution. London, 1965.
- Williams, W.W. Genetical Principles and Plant Breeding. Oxford, 1964.
- Алиханян С.Н. О некоторых вопросах механизма мутагенеза. - Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., 1965, № 6.
- Ауэрбах Ш. Роль мутагенной специфичности в получении мутаций. - "Генетика", 1966, № 1.
- Бирн А., Джермен Д. Хромосомы и болезнь. Структура и функции клетки. Ред. Г.М.Франк. Изд. "Мир", 1964 (перевод с англ.).

- Гершенсон С.М. Мутагенное действие ДНК и проблема направленных мутаций. - "Генетика", 1966, № 5.
- Дарвин, Ч. Происхождение видов. М., 1952.
- Дубинин Н.П. Молекулярная генетика и действие излучений на наследственность. Госатомиздат, М., 1963.
- Дубинин Н.П. О некоторых узловых вопросах современной теории мутаций. - "Генетика", 1966, № 7.
- Кошкина Т.В. О периодических изменениях численности полевков (на примере Кольского полуострова). - Бюлл. Московского о-ва исп. природы. Отд. биол., 1966, 71, 3.
- Лобашев М.Е. Генетика. Изд. Ленинградского ун-та, 1967.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. "Мир", М., 1968 (пер. с англ.).
- Милн А. определение понятия "конкуренция" у животных.- Механизмы биологической конкуренции. Изд."Мир", М., 1964 (перевод с англ.)
- Общая генетика. Ред. Н.И. Шапиро. Изд. "Наука", М., 1965.
- Оленов Ю.М. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. Изд. АН СССР, М.-Л., 1961.
- Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965.
- Парамонов А.А. Курс дарвинизма. Сов. Наука, М., 1945.
- Полиплоидия и селекция. Труды совещ. 14-18 янв. 1963 г. Изд. "Наука", М.-Л., 1965.
- Проблемы эволюции I. "Наука", Новосибирск, 1968.
- Сакай К.И. Конкурентноспособность растений, ее наследуемость и некоторые связанные с ней проблемы.- Механизмы биологической конкуренции. Изд. "Мир", М., 1964.
- Симпсон Г.Д. Темпы и формы эволюции. 1948 (пер. с англ.)

- Седжер Р., Райн Ф. Цитологические и химические основы наследственности. Изд. "Мир", 1964 (пер. с англ).
- Сковрон С. Развитие теории эволюции. Варшава, 1965.
- Современные проблемы эволюционной теории. "Наука", Л., 1967.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. "Наука", М., 1969.
- Четверигов С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. - "Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.", 1965, 70, № 4.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Изд. Акад. Наук СССР, М.-Л., 1940.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Сов. Наука, 1946.
- Шмальгаузен И.И. О детерминизме и статистических законах в учении о наследственности. - "Бот.ж.", 1958, № 8.
- Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. "Наука", Новосибирск, 1968.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. "Наука", М., 1968.
- Штакельберг А.И. Кровососущие комары палеарктики. 1937.
- Эрлих П., Холм П. Процесс эволюции. "Мир", М., 1966 (пер. с англ.).
- Эфроимсон В.П. Введение в медицинскую генетику. Изд. мед. лит., М., 1964.

S i s u k o r d .

I. Evolutsiooni mõistest	4
II. Evolutsiooni tegurid.	9
III. Pärilik muutlikkus - evolutsiooni põhiline materjal	14
1. Mutatsioonid.	14
2. Rekombinatsioonid	36
3. Mutatsioonide ja rekombinatsioonide osa evolutsiooniprotsessis.	40
IV. Looduslik valik - põhiline suunav jõud evolutsioonis	49
1. Loodusliku valiku käsitus kaasaegses darvinismis.	50
2. Loodusliku valiku vormid	74
3. Looduslik valik ja olelusvõitlus	83
V. Isolatsioon	97
Kokkuvõte	108
Kirjandus	111

Hind 30 kop.